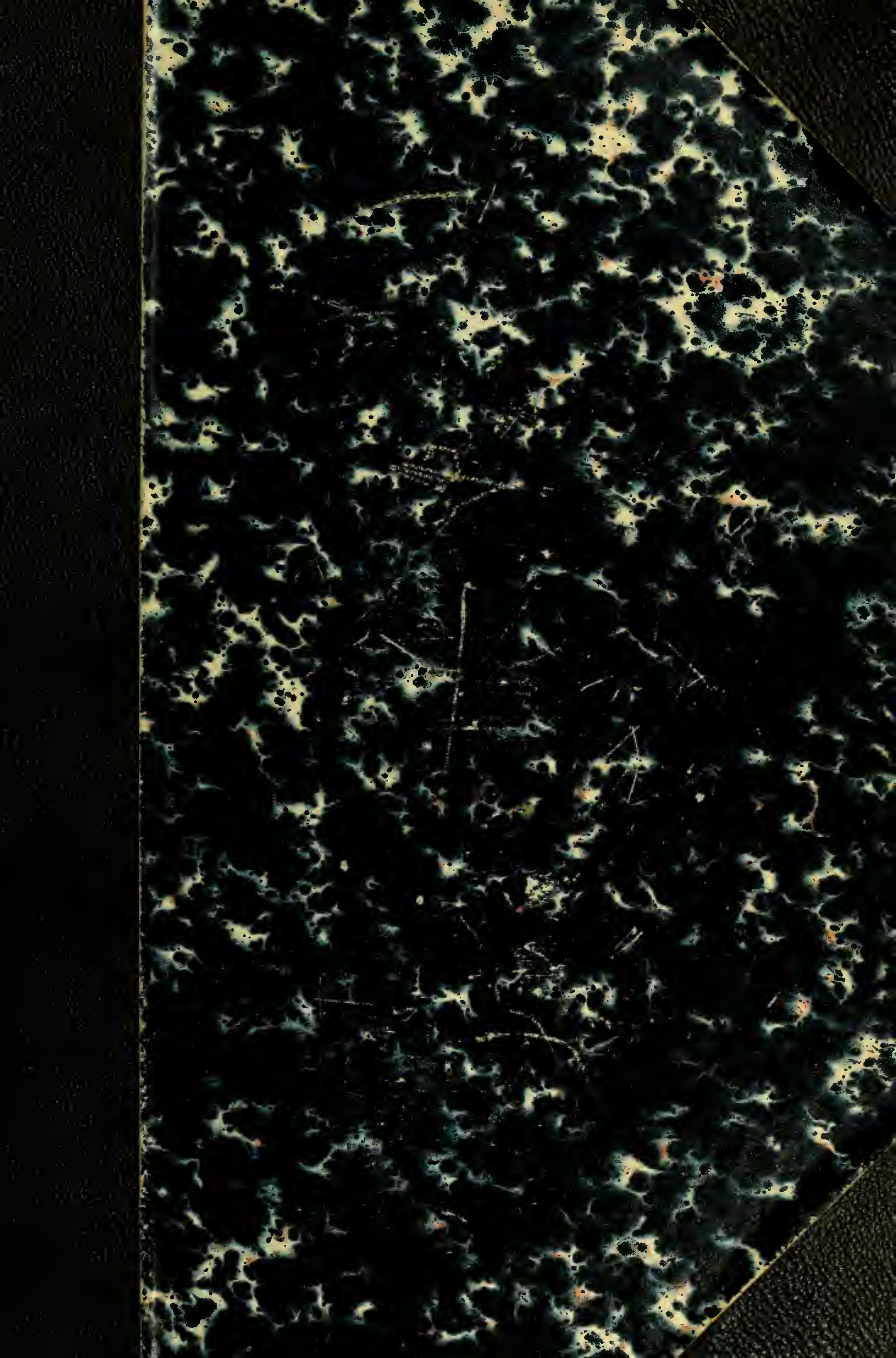


LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL
DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVI

1er FASCICULE

I. Le premier développement de l'ovocyte I chez les Rajides, par J. MARÉCHAL et A. DE SAEDELEER.

II. Recherches sur les Dipteres à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, ethologique et histologique, par J. PANTEL.

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1910

1965

Le premier développement de l'ovocyte I
CHEZ LES RAJIDES

PAR

J. MARÉCHAL & A. DE SAEDELEER.

(Mémoire déposé le 8 septembre 1909.)

Le premier développement de l'ovocyte I
CHEZ LES RAJIDES

PRÉLIMINAIRES.

Dès 1904, dans une communication à l'*Anatomischer Anzeiger* [1], l'un de nous établit la sériation des premiers stades de développement de l'ovocyte I chez les Squales *(Pristiurus* et *Scyllium*). Plus tard, dans un premier mémoire » sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates [2] «, il reprit cette sériation, la détailla davantage, l'appuya d'arguments critiques et en montra l'application à d'autres groupes de chordates inférieurs. Cette généralisation, simplement esquissée alors, appelait des recherches ultérieures plus minutieuses. Nous les fîmes porter d'abord sur le groupe des Rajides; et il nous a paru bon de publier dès maintenant, parmi les résultats obtenus, ceux qui nous permettront de fixer définitivement la succession des premières étapes du développement de l'ovocyte, non plus seulement chez les Squales, mais dans la famille entière des Sélaciens.

L'acheminement de l'ovogénèse est foncièrement identique dans les deux branches du tronc des Sélaciens : Squalidés et Rajides. Cette identité des premiers stades avait été signalée, ces dernières années, *d'une manière*

(1) J. Maréchal : *Ueber die morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies;* Anat. Anz., Bd. 25, 1904.

(2) Premier mémoire = *Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I, chez les sélaciens, les téléostéens, les tuniciers et l'Amphioxus* (1906); La Cellule, t. 24, 1907.

très générale, par les SCHREINER (¹), par CERRUTI (²) et par l'un de nous dans le mémoire cité plus haut (³). Mais l'indication — aussi sommaire que possible — n'était appuyée d'aucune description ni d'aucun dessin qui fussent directement relatifs aux Rajides. Notre présente publication apparaîtra donc comme un complément naturel — et encore opportun — des travaux entrepris par l'un de nous sur l'ovogénèse des sous-embranchements inférieurs des Chordates.

Notre matériel d'étude comporte un bon nombre d'ovaires post-embryonnaires appartenant à des individus d'âge divers (de 21 à 33 centimètres de largeur) et d'espèces différentes.

Raja clavata servira de base à nos descriptions.

La fixation fut faite au moyen des liquides de CARNOY, de GILSON et de HERMANN. Nous n'insistons pas sur les colorations complexes que nous avons pratiquées, l'hématoxyline au fer selon HEIDENHAIN, avec ou sans colorant plasmatique, suffisant amplement à l'objet de ce travail.

A une description rapide du premier développement de l'ovocyte feront suite plusieurs remarques qui la préciseront et en délimiteront la portée. Nous prions, dès maintenant, qu'on veuille bien leur accorder quelque attention.

Les premières modifications du noyau de l'Ovocyte I.

REPOS INITIAL OVOCYTAIRE (*repos postovogonial, repos présynaptique*), FIG. 2. — Ici, comme dans la description de l'ovogénèse des Squalidés, notre point de départ sera le stade de repos qui s'intercale entre la dernière cinèse ovogoniale et la phase synaptique. L'existence très générale de ce premier repos ovocytaire semble devenue un fait acquis, et nous jugeons superflu de reprendre, à propos des Rajides, la démonstration faite précédemment par l'un de nous pour les Squales : les arguments d'ailleurs seraient de tous points identiques.

(¹) A. und K. E. SCHREINER : *Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren;* An. Anz., Bd. 24, 1904, — und eine Reihe von Arbeiten (1904 bis zu 1907). Cf. A. und K. E. SCHREINER : *Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen?* Kristiania, 1908.

(²) A. CERRUTI : *Sull' evoluzione dell' uovo ovarico nei Selacii; Atti della R. Acad. Sc. Napoli*, vol. 13, ser. 2, nº 3, 1906.

(³) J. MARÉCHAL : *Sur l'ovogénèse des Sélaciens*, etc. (1906); La Cellule, t. 24, 1907.

Les ovocytes très jeunes, à tous les stades de différenciation, se trouvent presque toujours groupés en massifs, en contiguïté avec l'épithélium germinatif ou au voisinage de celui-ci ; ces massifs constituent ou bien des *Einester* grossement sphéroïdaux, ou bien des bandes de plusieurs assises cellulaires étendues en bordure de l'ovaire. Exceptionnellement se rencontrent des ovocytes jeunes isolés. Sur la manière dont, au début du grand accroissement, les ovocytes se dégagent progressivement des nids, nous ne pourrions que répéter ce qui a été dit déjà des Squalidés [1]. Signalons ici également l'extrême rareté des mitoses dans les nids ovocytaires.

Nous n'insistons pas, dans ce travail, sur la structure des noyaux au repos. Une observation attentive pourrait y déceler, d'après les nids, certaines dispositions rappelant plus ou moins les bandes chromatiques de la dernière télophase. Nous nous réservons d'ailleurs de revenir plus tard sur la signification précise de quelques aspects assez variables qu'on trouve juxtaposés dans les *Einester*. De parti pris nous bornons notre horizon actuel à l'établissement d'une sériation sûre, dont la première étape est un stade de repos bien caractérisé : éparpillement irrégulier de masses chromatiques sur des trabécules de dimension et de structure très capricieuses, FIG. 2.

SORTIE DU REPOS OVOCYTAIRE INITIAL, FIG. 3. — Un travail se fait dans le réticulum confus du repos; des bouts de filaments, de plus en plus individualisés, émergent et s'allongent. Cette reconstitution est loin de marcher du même pas dans tout le noyau. Souvent des bandes doubles apparaissent à un pôle du noyau, alors que la majeure partie de celui-ci est encore réticulisée. Nous n'oserions pas cependant réduire la progression de ces phénomènes à un type ferme, uniformément réalisé dans les nids. Les aspects si divers que nous avons observés nous permettent de parler d'une reconstitution des filaments, mais nous donnent l'impression que le mode de cette reconstitution est en dépendance d'un facteur variable dont nous ne saisissons encore qu'imparfaitement le jeu.

Les filaments, dès leur émergence du repos et avant même la rétraction synaptique, ont une tendance à se grouper deux à deux. Nous disons une » tendance «, parce que ces indices d'appariement, qui ne se montrent pas, au début, dans toute l'étendue du noyau, vont se multipliant et s'accentuant au cours des phases suivantes.

(1) J. MARÉCHAL : Mémoire cité, 1906.

Phase synaptique *(noyaux synaptènes, zygotènes)*, fig. 1, fig. 4 à 10. — Nous rappelons que nous nous plaçons ici au point de vue purement descriptif; nous préciserons plus loin le sens des phénomènes dont nous allons dire la succession.

a) Le *commencement de la rétraction synaptique* saisit le noyau de l'ovocyte au moment où l'individualisation des filaments chromatiques est près de s'achever. Comme cette individualisation se fait avec une inégale rapidité dans les diverses portions nucléaires, le buisson chromatique, qui se ramasse de plus en plus étroitement sur un côté de la cavité nucléaire, emprisonne des filaments très diversement développés et plus ou moins étroitement appariés : le synapsis débutant subit le contre-coup de toutes les influences locales ou générales qui diversifient les modes de sortie du repos. Tantôt la figure synaptique, déjà bien accentuée, est composée exclusivement de filaments minces enchevêtrés ou juxtaposés dans un buissonnement touffu; plus souvent elle montre déjà, recourbées par dessus l'écheveau des filaments minces, quelques anses épaisses, correspondant, semble-t-il, aux quelques bandes doubles qui se dessinent fréquemment dès la sortie du repos : à côté de ces tronçons précocement accolés, d'autres tronçons de filaments minces apparaissent étroitement entrelacés, ou bien courent parallèlement l'un à l'autre, ou bien par endroits, tout appariés qu'ils soient, montrent des écartements notables, ou bien même, au début de la rétraction, semblent à peine dégagés de leurs anastomoses du repos, fig. 1, 4, 5, 6, 7, 8.

b) Le *rapprochement longitudinal* — ou, si l'on veut, la *parasyndèse* — des filaments chromatiques deux à deux, discrètement esquissée dès la sortie du repos, se généralise durant la phase de contraction. Nous exprimons cette proposition d'une manière absolue, comme la traduction d'un fait, tant sont nombreux, durant l'étape synaptique ascendante, les indices d'accolement longitudinal. On peut en saisir quelque chose sur les dessins que nous publions : les fig. 4, 6, 7, 8, n'ont pas tant pour but de rendre l'impression d'ensemble du noyau en synapsis que d'analyser, dans la mesure du possible, quelques particularités des structures chromatiques.

Il ne faut pas trop médire du « grumeau synaptique ». Il est très vrai, comme écrivent Janssens et Willems, que « toute une série de phénomènes

des plus importants est masquée par ce grumeau indéchiffrable [1] »; il est vrai aussi que cette même série de phénomènes s'étale peut-être ailleurs dans des conditions plus favorables (voir plus loin notre opinion à ce sujet); encore, avant d'écarter le « grumeau » comme un accident fâcheux, indépendant des phénomènes vraiment fondamentaux, importe-t-il de s'être assuré de ce qu'il contient. Cet examen, pour difficile qu'il soit, n'est point impossible, si l'on a la patience de combiner les indications que fournissent, chacun pour sa petite part, les synapsis diversement entamés par le rasoir. Une première constatation qui s'impose, c'est que les extrémités libres des filaments, surtout celles qui s'échappent du grumeau du côté opposé à la cavité synaptique, sont très généralement ou bien dédoublées, ou bien particulièrement épaisses, FIG. 1, 4, 6, 7, 8. Parfois deux filaments sortent du grumeau central avec un écartement notable et se rejoignent à leur terminaison, FIG. 4. Les dualités terminales sont des parallélismes ou des entrelacements. Dans la profondeur même du grumeau, à côté de tronçons épais, courent, deux par deux, des filaments de beaucoup moindre section qui se perdent dans un lacis compact de torsades chromatiques.

Cet ensemble de particularités, dont le dessin ne peut rendre l'impression obsédante, crée la conviction impérieuse d'un rapprochement des filaments synaptiques, deux par deux, rapprochement qui peut aller, dans les tronçons épais, jusqu'à l'accolement complet.

Et cette conviction est fortifiée encore par la comparaison qu'on peut établir, dans certains nids, entre des synapsis encore presqu'entièrement composés de filaments minces et des synapsis à anses épaisses : bien qu'un compte précis soit impossible, la réduction notable du nombre de filaments saute littéralement aux yeux dans ces cavités nucléaires de même volume, *v. g.*, FIG. 1.

Nous tenons donc pour un fait établi que, chez les Rajides aussi bien que chez les Squales, les filaments chromatiques, qui sortent disjoints du repos ovocytaire initial, se rejoignent et se conjuguent plus ou moins étroitement dans les stades immédiatement subséquents. Ces stades se caractérisent par une orientation des filaments dans le noyau et par une contraction synaptique dont nous apprécierons tantôt le lien avec la parasyndèse des filaments.

---

[1] F. A. Janssens et J. Willems : *La spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans*; La Cellule, t. 25, 1908, p. 155.

c) Nous trouvons chez les Rajides un *grumeau* plus compact que nous n'en avions rencontré chez *Pristiurus*. Que ce grumeau soit ou non fortement accentué par les réactifs (voir plus loin, page 21), toujours est-il qu'il présente surtout — et parfois exclusivement — des anses épaisses et orientées, FIG. 9, 1. C'est le point culminant du synapsis, tant au point de vue de la rétraction qu'au point de vue de l'accolement longitudinal. Qu'on nous permette de faire une observation suggérée par les dessins empâtés de certains auteurs : il leur eût suffi pour voir un peu plus clair dans le tassement synaptique de pousser délicatement la décoloration de leurs pièces.

d) Que les anses se détendent et nous voilà au plus classique *Bouquet-stadium*, FIG. 9, 10. On voudra bien remarquer dans les trois « corbeilles » de la FIG. 10 — synapsis détendus — la persistance de la dualité ou le dédoublement précoce que marquent certains filaments. Le synapsis des Rajides ne possède pas ordinairement de nucléole polaire vers lequel s'orienteraient les convexités des filaments recourbés. Un ou plusieurs nucléoles sont souvent emprisonnés dans le grumeau (1).

PHASE SPIRÉMATEUSE *(noyaux pachytènes)*, FIG. 11. — Entre le « bouquet » à filaments épais et le stade spirémateux toute délimitation nette serait artificielle. Le spirème n'est ici que le stade de plein éployement des cordons chromatiques dans la cavité nucléaire.

Nous rattacherons à ce stade une observation qui ne manque pas d'importance pratique pour qui voudrait examiner des nids d'ovocytes chez les Squales et les Raies. Il existe de nid à nid d'assez grandes variations dans le volume des jeunes œufs. De plus, l'épaisseur des chromosomes en un stade bien caractérisé, comme celui des noyaux pachytènes, est sujette elle aussi à des oscillations notables. Si bien que çà et là devant un ovocyte à minces filaments granuleux, ne présentant aucune apparence de dualité, un peu d'hésitation serait naturelle sur l'identification du stade rencontré. Ce sera très généralement un stade de spirème. En cherchant bien dans le même gîte ovocytaire, ou dans le voisinage, on trouvera souvent des noyaux

(1) A propos de nucléoles, l'un de nous saisit cette occasion de faire observer que le « nucléole principal » qu'il a décrit dans la vésicule germinative des sélaciens (1906), n'a jamais été à ses yeux une formation constante et caractéristique. Au contraire, il a souligné, dans le mémoire cité, la dépendance que manifestaient le nombre et la distribution des nucléoles à l'égard de certaines circonstances purement contingentes. Une citation — imprécise plutôt qu'inexacte — de Miss H. D. KING (Journ. of Morphol., vol. 19, 1908, p. 404), pourrait induire en erreur sur ce point.

diplotènes dont les filaments jumeaux ont eux aussi une minceur exceptionnelle. Parfois d'ailleurs le spirème lui-même trahira son identité en exhibant une paire de *gemini* incomplètement accolés.

Comme nous venons de l'insinuer, le spirème ne montre pas toujours des cordons pleins et épais dans toute leur longueur Il est même plus fréquent d'y rencontrer dans toute une portion du noyau des dédoublements plus ou moins marqués.

Noyaux diplotènes ou strepsitènes, fig. **12** à **17**. — Dès l'époque de la détente du synapsis épais, les filaments qui s'étaient totalement ou partiellement accolés manifestent une tendance à se séparer de nouveau ou à accroître l'écart qui subsistait entre eux. Après la phase spirémateuse, ce dédoublement est général et les noyaux prennent le type diplotène.

Au début, il est facile de lire dans les formes d'écartement quelque chose de l'histoire des *gemini* aux phases antérieures. Les tronçons bivalents dont les éléments ont subi, durant le synapsis, un rapprochement très intime se disjoignent tout en maintenant assez régulier et assez étroit leur parallélisme; par endroits même ils simulent une division longitudinale de chromosome unique. Tout à côté, d'autres tronçons exhibent leurs deux filaments en torsade très lâche, ou bien montrent entre ceux-ci des écarts qui contrastent avec la juxtaposition étroite de parties toutes voisines et non encore clivées : les écartements de ce type, quand ils apparaissent si tôt, sont un indice de conjugaison imparfaite de filaments jumeaux. On se rendra compte de ces modalités en examinant la fig. **13**, étude de chromosomes sortant à peine du stade spiremateux, et la fig. **12** représentant une coupe tangentielle de très jeune diplotène.

Parfois les formes d'écartement demeurent très significatives dans des ovocytes déjà relativement âgés et en plein accroissement : on y rencontre, à côté des entrecroisements ordinaires, des parallélismes étroits et prolongés, fig. **17**. Nous avons remarqué que la fréquence de ces parallélismes et des dualités à éléments très rapprochés est plus grande dans les régions de l'ovaire où les spirèmes possèdent des filaments plus homogènes et plus complètement accolés. Les recherches comparées de l'un d'entre nous sur diverses ovogénèses l'avaient déjà amené à remarquer le rapport de la forme du spirème à la forme des *gemini* de l'ovocyte en accroissement.

Nous arrêtons ici notre sériation. Nous ajouterons seulement, au sujet des stades ultérieurs, une constatation importante, c'est que chez les Ra-

jides, aussi bien que chez les Squales, les paires de chromosomes persistent comme telles au cours du grand accroissement de l'ovocyte. Peut-être, reviendrons-nous plus tard sur ce point. Nous nous bornons dans ce travail à publier quelques dessins de vésicules germinatives ayant traversé déjà la première « phase critique » du début de l'accroissement : on constatera combien les *gemini* y demeurent caractéristiques, FIG. **14** à **17**. Ces figures suffisent pour montrer que la prophase synaptique ne représente pas, ici non plus, une caryocinèse avortée [1].

Remarques sur la sériation proposée.

1. Notre BUT — nous nous permettons d'y insister — n'est point d'écrire l'histoire des nids ovocytaires ni de scruter la destinée de tous les éléments qui les composent. Nous prétendons uniquement, dans ce travail, établir une *sériation sûre* des premières étapes que parcourt, chez les Rajides, l'ovocyte de premier ordre.

2. Quand nous décrivons un ACCOLEMENT DE FILAMENTS, nous n'entendons point affirmer *au même titre* un accolement de *chromosomes entiers*. Comme l'écrivait l'un de nous en 1906, à propos des Squales, « nous tenons notre sériation pour quasi certaine et indépendante de l'interprétation qu'on peut en faire : elle fut établie sur bases objectives, sans aucun recours aux théories. De plus, la comparaison des aspects sériés peut mener à certaines conséquences, qui nous paraissent, elles aussi, indépendantes des interprétations théoriques. Ainsi, la proposition suivante : pendant le synapsis se produit un accolement ou un rapprochement longitudinal des filaments chromatiques deux par deux — doit être disjointe de l'idée que cet accolement soit un mode préparatoire de réduction : nous prouvons expérimentalement la première proposition, nous n'avons que des arguments indirects pour la seconde [2] ».

Nous affirmons donc, comme un fait, une parasyndèse des filaments chromatiques deux par deux. Et ceci nous permet d'écarter radicalement, en ce qui concerne nos objets, quelques-unes des hypothèses qui furent proposées, ces dernières années, pour expliquer les aspects nucléaires de l'ovocyte jeune.

(1) Voyez V. GRÉGOIRE : Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée ; La Cellule, t. 25, 1908.

(2) J. MARÉCHAL : Mémoire cité, 1906, p. 93.

Ce n'est point ici l'endroit de nous engager dans une analyse détaillée de la bibliographie : nous relèverons seulement, dans la diversité des interprétations d'ensemble, quelques points précis qui touchent à l'objet de ce travail.

Tout d'abord, il est aussi impossible chez les Rajides que chez les Squales de reporter après le stade de spirème les stades à dualités que nous avons décrits comme présynaptiques : cette transposition pourtant s'imposerait dans l'hypothèse où les cordons trapus de notre spirème post-synaptique représenteraient chacun un seul filament, simplement épaissi depuis sa sortie du repos et destiné à se fissurer longitudinalement. Nos cordons spirémateux ne peuvent provenir que de la conjonction de deux filaments et les dédoublements qui leur font suite représentent donc, non pas le clivage d'un chromosome unique et homogène, mais l'écartement des deux filaments momentanément rapprochés. Nous pourrions en apporter comme preuve, outre *l'impossibilité d'une autre sériation*, la forme si spéciale des écartements, la juxtaposition extrêmement fréquente de dualités minces non accolées et de bandes épaisses spirémateuses, et plusieurs indices encore que nous-mêmes et d'autres avons déjà fait valoir précédemment [1].

Une *seconde hypothèse*, qu'il nous est pareillement impossible d'admettre, attribuerait les apparences de structure double de nos stades présynaptiques à l'alignement de deux files de granulations chromatiques sur un cordon achromatique encore indivis. L'un de nous a dit déjà le rôle effacé — sinon tout à fait nul — que jouent les microsomes chromatiques dans la vésicule germinative des Sélaciens. Indépendamment même de cette constatation, un coup d'œil sur nos dessins suffit à condamner l'hypothèse

---

(1) Voir la *bibliographie* dans le mémoire, déjà cité, de l'un de nous (1906). A partir de 1907, voir surtout : V. Grégoire : *La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux;* La Cellule, t. 24, 1907. — Idem : *Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, réduction, structure;* Ann. de la Soc. R. Zool. et Malac. de Belgique, t. 42, 1907. — Idem : *Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?;* La Cellule, tome 25, 1908. — A. und K. E. Schreiner : *Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos östergreni;* Videnskals-Selsk. Skr. I. Matk. Naturv. Kl., 1907, n. 2. — Idem : *Gibt es eine parallele Conjugation der Chromosomen?;* Ibid. 1908, nº 4. — G. Trinci : *L'evoluzione dell' elemento cromatico nell' oogenesi dei Sauri durante il primo periodo postgoniale;* Memorie della R. Acad Sc. Istit. Bologna, Ser. VI, t. 5, 1908. — Idem : *L'evoluzione storica del problema della riduzione cromatica in rapporto all' attuale ipotesi dell' esistenza d'un tipo unico e fundamentale di maturazione nei due regni;* Arch. di Anat. Embryol., t. 7, 1908. — H. von Winiwarter et G. Sainmont : *Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat). Ch.* IV; Arch. de Biol., t. 24, 1908-1909.

dont nous parlons, FIG. 3 à 8. Les écartements que montrent la plupart des dualités, *dès la sortie du repos ovocytaire*, ne permettent absolument pas de supposer, pour chacune, l'unicité originelle du substratum achromatique. Par conséquent, le passage du spirème aux noyaux diplotènes, non seulement ne s'effectue point par dédoublement des microsomes (?) chromatiques, mais ne s'effectue pas même par division d'un substratum achromatique qui serait univalent et transversalement homogène.

Nous n'écarterons pas aussi sommairement une *troisième hypothèse* suggérée ou proposée à des titres divers par FICK [1], HAECKER [2], MEVES [3] et GOLDSCHMIDT [4]. Ils admettent — ou du moins seraient prêts, éventuellement, à reconnaître — la réalité des dualités de structure; mais ils croient pouvoir considérer ces dualités comme la manifestation d'une division longitudinale précoce des chromosomes (que ceux-ci soient déjà, ou non, en nombre réduit). Leur interprétation n'exige pas, comme l'hypothèse que nous mentionnions en premier lieu, la formation, au sortir même du repos, d'un spirème indivis qui se scinderait ensuite. Ils admettent que la dualité puisse se traduire par des indices très nets *dès l'émergence même des filaments*. Le fait des dualités immédiatement consécutives au repos s'accorde donc avec les conceptions de ces auteurs.

Nous nous voyons contraints, pour préciser notre attitude, d'introduire ici quelques distinctions.

Ou bien l'on prétend que la division longitudinale supposée se fait dès la différenciation des chromosomes — ou même s'est effectuée auparavant, — mais, une fois effectuée, *persiste* sans conjonction ultérieure et momentanée des moitiés séparées. Contre cette manière de concevoir nous devrions nous inscrire en faux; car notre stade de « spirème » ou de « pachytène » doit bien trouver place quelque part, et il est manifestement postérieur à toute une série de stades que nous ne saurions localiser ailleurs qu'après le repos.

---

(1) R. FICK : *Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln;* Ergebn. Anat. und Entwicklungsgeschichte, Bd. 26, 1906.

(2) V. HAECKER : *Die Chromosomen als angenommene Vererbungstrager;* Ergebn. u. Fortschritte der Zoologie, Bd. 1, 1907.

(3) F. MEVES : *Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion;* Archiv f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907 — Idem : *Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen!;* Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, 1908.

(4) R. GOLDSCHMIDT : *Ueber das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocœlium lanceatum;* Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, 1908. — Idem : *Ist eine parallele Konjugation der Chromosomen bewiesen?;* Ibid., Bd. 1, 1908.

Ou bien l'on admet que la division longitudinale, apparue après le repos, *tend* à s'effacer par rapprochement transitoire des deux moitiés en tronçons épais et spirémateux. Pratiquement, on admet alors un accolement plus ou moins parfait, une parasyndèse de *filaments* durant les stades synaptiques.

Mais on peut différer encore sur le moment de la division longitudinale postulée : ou bien celle-ci s'effectue au moment même de la sortie du repos, ou bien elle s'est effectuée avant le repos, dès la dernière télophase ovogoniale. Cette dernière hypothèse, sous sa double forme, s'accorde avec notre sériation, et nous avouons ne la trouver point en contradiction évidente avec les particularités de structure que nous avons observées : l'un de nous la signalait, dès 1906, comme *compatible* avec ses observations *directes*.

Cependant nos préférences vont à l'interprétation de von Winiwarter, de Grégoire et des Schreiner : les filaments qui se rapprochent sont des chromosomes entiers, et cette parasyndèse, qui coïncide avec les phases synaptiques, effectue la pseudo-réduction.

Et nos préférences nous paraissent fondées : nous les appuyons surtout sur la comparaison avec les phénomènes de pseudo-réduction synaptique que présentent, si nettement parfois, la sporogénèse végétale et, chez les animaux, plusieurs spermatogénèses. Dans l'ovogénèse animale elle-même, il fut parfois possible de reconnaître certainement, au début de l'accroissement ovocytaire, la présence de systèmes bivalents en nombre réduit (¹). Pourquoi les phénomènes, avec des apparences identiques, se passeraient-ils différemment dans nos objets? Et puis, certains indices que nous montrent constamment nos préparations s'accordent mal avec l'hypothèse de l'apparition première ou de la simple réapparition d'une division longitudinale antérieure, tels les entrelacements et les écarts trop notables de beaucoup de filaments appariés, tel encore le fait que les dualités n'apparaissent pas encore générales dans les stades antésynaptiques, ou bien que l'aspect de la reconstitution des filaments présynaptiques ne ressemble pas du tout à une sortie de repos de chromosomes prophasiques : les filaments qui se reforment sont ici, d'emblée, de longs filaments grêles rompant leurs anastomoses latérales, et nullement des bandes alvéolisées qui se contractent. Tout ceci, sans être décisif, mérite cependant d'être pris en considération.

(¹) Ceci cependant n'atteint directement qu'une partie des auteurs cités plus haut. Plusieurs, en effet, admettent une réduction effectuée dès avant nos stades synaptiques.

3. Nous ne pouvons manquer de souligner une particularité assez importante, qui avait attiré l'attention de l'un de nous dès le début de ses recherches sur les Sélaciens. Notre sériation représente l'acheminement *moyen*, ou si l'on veut, l'acheminement *typique* des phénomènes; en réalité il se produit un CHEVAUCHEMENT DES STADES les uns sur les autres. Rarement un noyau est tout entier leptotène, ou zygotène, ou pachytène : le leptotène demeure encore partiellement réticulisé, que déjà d'autre part certaines portions de ses filaments mériteraient l'appellation de zygotènes; le leptotène-zygotène présente souvent des tronçons pachytènes; le pachytène lui-même (le spirème de nos descriptions) est rarement tel dans toutes ses parties : les cordons épais y voisinent avec des dualités qu'on pourrait rapporter indifféremment au stade lepto-zygotène ou au stade diplotène. Bref, l'évolution du noyau entier ne se laisse schématiser que grâce à la coïncidence, plus ou moins exacte, des évolutions individuelles des filaments. Quant à cette évolution individuelle, nous croyons pour notre part qu'elle ne comporte qu'un seul caractère absolument général et essentiel : le rapprochement plus ou moins étroit de deux filaments en un système double, ou si l'on veut, la constitution de *gemini*. Que ce rapprochement s'accentue jusqu'à créer un aspect spirémateux, c'est fréquent, mais selon nous nullement nécessaire. Nous dirons plus : en nous fondant surtout sur nos observations de Téléostéens et sur quelques observations de Sélaciens, nous estimons possible que des tronçons spirémateux entrent dans le grand accroissement ovocytaire sans s'être réduits en leurs moitiés constitutives, ou même que certains filaments traversent l'étape de parasyndèse générale sans avoir réussi à se rejoindre. Ainsi s'expliquerait la présence tardive — et exceptionnelle — de filaments isolés. Nous disons bien : « exceptionnelle », car chez les Sélaciens — tant Rajides que Squalidés — nous avons reconnu partout, à très peu d'exceptions près, le caractère géminé des systèmes chromatiques de l'accroissement.

4. Quelques mots sur le SYNAPSIS, entendu au sens d'une contraction unilatérale de la masse chromatique.

Tout d'abord, le ramassement synaptique, malgré une remarquable coïncidence temporelle avec la parasyndèse des filaments, n'en est point la condition, encore moins la cause. Le rapprochement des filaments, dans nos objets, s'accuse discrètement dès avant la contraction ; de plus, aux différentes étapes de la rétraction, avant même que celle-ci ait atteint son maximum, on trouve, dans l'écheveau qui se resserre, aussi bien des anses épaisses, déjà accolées, que des filaments encore écartés l'un de l'autre. Dès

que le synapsis se détend et passe à la forme de corbeille ou de bouquet, on aperçoit souvent à côté des boucles épaisses et granuleuses, des paires de filaments incomplètement conjugués, FIG. 10 : ce stade est partiellement diplotène avant même d'avoir passé par l'étape spirémateuse.

Le synapsis est donc un *état du noyau* — état dont les causes peuvent être diverses — en coïncidence large, dans beaucoup d'objets, avec une phase de parasyndèse des filaments chromatiques. Nous concevons parfaitement que la contraction synaptique soit plus ou moins accentuée, ou même soit totalement absente, sans que l'évolution propre des chromosomes s'en trouve foncièrement modifiée.

Que la contraction synaptique soit naturelle, ou provoquée par l'action des réactifs (nous reviendrons tantôt sur ce point), elle correspond régulièrement à un nombre limité de stades et est donc l'indice d'une phase très spéciale de l'équilibre nucléaire. Cette phase d'instabilité (quelle qu'en soit la raison mécanique) accuse un maximum vers le moment où les filaments chromatiques reconstitués rompent leurs dernières amarres anastomotiques et se trouvent dégagés partie sous la forme de tronçons épais et bivalents, partie en groupes de deux filaments minces, parallèles ou enlacés. Dans plusieurs de nos pièces, c'est le moment du tassement le plus opaque. Survient ensuite — sous une influence nouvelle, semble-t-il, — un relâchement du grumeau, accompagné d'une turgescence du noyau et d'une restauration du contour, un peu endommagé, de celui-ci.

Nos observations déjà nombreuses de diverses ovogénèses nous suggèrent puissamment, devant les variations de forme et de nombre des contractions synaptiques, l'une ou l'autre des deux hypothèses suivantes (qu'on pourrait d'ailleurs combiner).

Ou bien le grumeau synaptique possède une *valeur morphologique* réelle, est un » stade « proprement dit : en ce cas, le problème se poserait de déterminer les conditions dans lesquelles ce stade se trouve atténué ou même supprimé. On pourrait supposer ici une sorte » d'accélération embryogénique « amenant, pour ainsi parler, une » crase » des phénomènes successifs : et peut-être serait-ce là une explication de certains chevauchements. Nous rencontrons chez VON WINIWARTER et SAINMONT [1] une inter-

---

[1] Mémoire cité; Arch. de Biol., t. 24, 1908, p. 208 : « Noyaux en synapsis abrégé ».

Dans les ovaires plus âgés, nous trouvons beaucoup moins de synapsis très contractés que dans des ovaires plus jeunes. Cette différence n'est certainement pas imputable à la fixation; mais notre matériel monté ne nous parait pas encore assez abondant pour établir des statistiques significatives.

prétation analogue, fondée sur une étude attentive du développement de l'ovaire. Sans oser, en ce qui concerne nos objets, confirmer ni infirmer cette hypothèse, nous pressentons que l'âge de l'ovaire et le degré de multiplication des ovogonies ont peut-être quelque influence sur la forme du synapsis.

Ou bien (c'est la seconde hypothèse dont s'accommoderaient nos observations) la contraction synaptique n'est pas un stade morphologique, mais une pure *conséquence cinétique* de modifications du trophisme cellulaire : elle répondrait à des antécédents cytomécaniques et cytochimiques, généralement réalisés au début de l'accroissement des cellules reproductrices, mais pouvant sans doute se rencontrer aussi à quelque degré dans les cellules somatiques. Cette hypothèse expliquerait, comme la précédente, pourquoi la forme et le degré de la contraction synaptique semblent en dépendance de circonstances locales.

Popoff [1] a proposé, en 1908, une explication cytomécanique du ramassement synaptique : elle rentre dans le type de la seconde hypothèse ci-dessus esquissée. Popoff semble (p. 364) la croire en opposition avec la théorie des gemini parasyndétiques. Nous ne voyons pas, pour notre part, où gît cette opposition.

Dès 1906, un des signataires de ce travail déclarait ne point faire fond, pour la sériation, sur le degré de rétraction synaptique des filaments : il considérait cette rétraction plutôt comme l'indice d'un état particulièrement labile du noyau que comme un stade proprement dit, si bien que certaines analyses bibliographiques lui attribuèrent même une opinion par trop défavorable au caractère naturel du synapsis. Nous croyons que parasyndèse des filaments et ramassement synaptique — nonobstant leur coïncidence — sont des phénomènes d'ordre différent. Nous admettrions donc sans peine, avec Popoff, que le grumeau synaptique est l'effet immédiat d'un renforcement et d'une direction spéciale des courants de diffusion, et nous estimons très probable que ce même aspect se rencontrera, en dehors des cellules reproductrices, chaque fois que seront réalisées certaines conditions relevant de la cytomécanique. Nous proclamons même volontiers que le dernier mot sur les phénomènes de l'ovogénèse ne saurait être dit par la seule morphologie [2].

---

(1) M. Popoff : *Experimentelle Zellstudien;* Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, 1908, pp. 360 sqq.

(2) Voir Popoff : Mémoire cité, et : *Ueber das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in der Leberzellen von Paludina vivipara;* Biol. Zentralblatt, Bd. 28, 1908.

Après cela, nous avouons tout de même ne pas soupçonner comment bien des aspects de dualités synaptiques que nous avons observés, même de dualités terminales, pourraient rentrer dans le schéma suivant que propose POPOFF. Après que, selon lui, de forts courants de diffusion, à direction centripète, ont ramassé la chromatine en grumeau, « die frei im übrigen Kernraum dagegen schwebend bleibenden Enden der Chromatinschleifen werden einen parallelen Verlauf einslagen, da sie nach einem Zentrum hinstreben [1] ». Tout d'abord, le synapsis des Sélaciens, sauf rares exceptions, n'est point central, mais garde, à toutes les étapes de la contraction, le contact d'une partie de la membrane nucléaire; puis, pourquoi ces filaments, qui flotteraient ainsi librement dans le liquide caryoplasmique, se joindraient-ils si régulièrement *deux par deux*, plutôt qu'en faisceaux capricieusement constitués? *Quelques* dualités pourraient s'expliquer ainsi, mais non d'aussi *constantes* dualités. — Nous espérons que notre position, ainsi précisée, ne paraîtra pas à POPOFF incompatible avec ses ingénieuses observations.

Le synapsis, c'est-à-dire la contraction centrale ou excentrique des filaments chromatiques, *est-il un simple produit des réactifs*, un pur « Artefact »? Le professeur JANSSENS, dont l'habileté technique n'est mise en doute par personne, semble le croire [2]. Dans un mémoire récent, il se félicite (en nous citant à côté de GRÉGOIRE) de voir se rapprocher de son opinion « ceux même qui ignorent qu'il l'ait jamais émise [3] ». On aura vu ci-dessus dans quelle large mesure notre impression rencontre, effectivement, celle de JANSSENS. Nous ne pouvons cependant considérer la contraction synaptique comme un pur « Artefact ». Même, nous serions prêts à accorder droit de cité au tassement serré, sauf à supposer que les réactifs ont pu le resserrer encore. Et voici nos raisons. C'est d'abord que nous avons rencontré trop souvent cette pelote chromatique chez les Téléostéens et les Rajides pour oser la méconnaître. C'est ensuite, qu'elle se présente — en nombre — dans des tissus nullement endommagés et au milieu d'ovocytes diversement évolués et en parfait état de conservation. C'est encore que sa présence paraît

---

(1) M. POPOFF : *Experim. Zellstudien*, 1908, p. 362. « Nach einem Zentrum » : il s'agit du centre du noyau : cf. p. 361, en bas.

(2) F. A. JANSSENS : *Evolution des auxocytes mâles du Batracoseps attenuatus*; La Cellule, t. 22, 1905.

(3) F. A. JANSSENS et J. WILLEMS : *La Spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans*; La Cellule, t. 25, 1908, p. 155.

en rapport avec la constitution et l'âge des gîtes ovocytaires beaucoup plus qu'avec les vicissitudes de la fixation. Et on ne pourrait attribuer ces synapsis serrés à une insuffisante pénétration des réactifs, puisqu'il s'en trouve des massifs opulents à la périphérie même de nos pièces. D'ailleurs, nous ferions volontiers observer que les contractions artificielles, photographiées par Janssens, dans son mémoire de 1905, planche II, photogramme 1, 2, 3, ne ressemblent guère aux aspects que nous avons vus et décrits dans nos objets. Tout ceci soit dit sans prétendre porter jugement sur le cas des Batraciens, objet d'étude de Janssens. Ne faudrait-il pas chercher la raison de la légère divergence de ses descriptions avec les nôtres beaucoup moins dans le caractère artificiel des contractions synaptiques que dans une certaine variabilité du synapsis lui-même?

Bref, nous tenons le synapsis pour *naturel,* probablement *accentué par les réactifs*, mais en tout cas, *dissociable*, en droit sinon en fait, *de la parasyndèse des filaments chromatiques.*

EXPLICATION DES FIGURES.

N. B. *Elles furent toutes empruntées au même ovaire d'une Raie (Raja clavata) de 30 cm. de largeur. La pièce était fixée au liquide de* CARNOY. *Coupes de 5 µ. Coloration à l'hématoxyline ferrique selon* HEIDENHAIN.

Les grossissements sont indiqués par des combinaisons d'objectifs et d'oculaires de ZEISS.

Les dessins furent pris à la hauteur de la platine du microscope.

FIG. **1.** Fragment de nid cellulaire, présentant, assez exactement dessinés, deux aspects de synapsis à filaments minces, deux synapsis serrés (au centre du massif), deux « bouquet-stadium » à filaments épais, un spirème bien caractérisé, deux spirèmes passant au stade de diplotènes. Apochrom. 2 mm. O. N. 1.30 × 6 compensateur.

FIG. **2.** Repos postovogonial (ou présynaptique). Ap. 2 mm. × 12 comp. (N. B. Ce dessin a été légèrement agrandi à la chambre claire.)

FIG. **3.** Sortie du repos. Cet ovocyte dépasse les dimensions moyennes de ses congénères. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **4.** Commencement de la rétraction synaptique. Noyau zygotène. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **5.** Autre aspect de synapsis à filaments minces. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **6.** Fragment de synapsis à filaments minces : noyau zygotène. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **7.** Autre aspect de noyau zygotène en synapsis. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **8.** Zygotène plus avancé, tendant vers l'aspect pachytène. Ici, comme dans les zygotènes précédents, les divers chromosomes sont très inégalement évolués. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **9.** Noyaux pachytènes bien orientés et fortement tassés. C'est à peu près le point culminant de la rétraction synaptique qui, dans nos pièces, nous paraisse encore naturelle. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **10.** Noyaux pachy-diplotènes. Il s'est produit une turgescence du noyau et un relâchement du tassement synaptique; le dédoublement des chromosomes se manifeste avant le stade de spirème complet. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **11.** Spirème post-synaptique, typique et complètement pachytène. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **12.** Calotte de jeune noyau diplotène. Ap. 2 mm. × 12 comp.

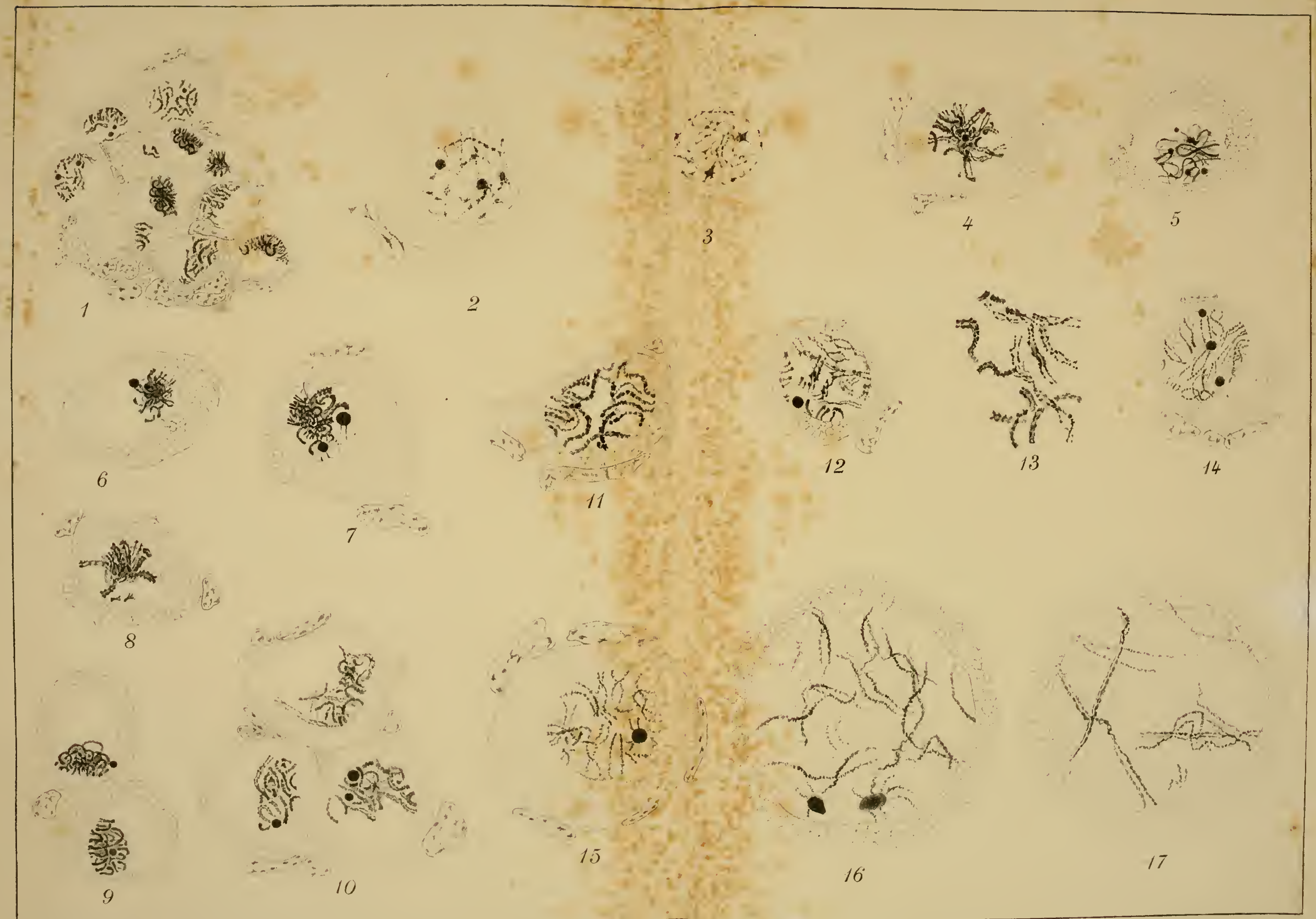
FIG. **13.** Aspects de filaments (empruntés au même noyau et dessinés in situ) passant du stade spirémateux au stade diplotène. Ap. 2 mm. × 18 comp.

FIG. **14.** Calotte de noyau diplotène tout proche de la première « phase critique » de l'accroissement ovocytaire. Remarquer, dans cette figure et les suivantes, les formes absolument classiques de gemini. Ap. 2 mm. × 8 comp.

FIG. **15.** Diplotène au début de l'accroissement. Ap. 2 mm × 12 comp.

FIG. **16.** Diplotène un peu plus âgé. Ap. 2 mm. × 12 comp.

FIG. **17.** Diplotène relativement âgé montrant des dualités à éléments très rapprochés. Ap. 2 mm. × 6 comp.



J. Maréchal et A. de Saedeleer, ad nat. del.

Lith. Giele, Louvain

J. Simplee, del.

RECHERCHES

SUR LES

DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES

I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique,

PAR

J. PANTEL

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE GEMERT.

(Mémoire déposé le 1er novembre 1909.)

RECHERCHES SUR LES DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES.

I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique.

INTRODUCTION.

Pour justifier la forme adoptée dans nos précédentes recherches sur les larves de Diptères endoparasites (98), nous étions parti du principe que l'étude comparée d'un groupe ou d'une question générale, but dernier à atteindre, doit être préparée par un jalonnement préalable de monographies suffisamment variées. Conformément à cette idée, nous nous sommes appliqué, depuis cette première publication, à mettre à profit toutes les occasions, en vue de constituer pièce à pièce, pour le plus grand nombre possible d'espèces, un dossier d'étude assez complet. Pourtant aujourd'hui, au lieu de nous engager dans la série par trop longue de ces exposés particuliers, nous croyons préférable de tenter d'emblée une première ébauche d'étude comparée. La rapidité y gagnera et ce sera notre préoccupation constante de faire que la précision et l'objectivité des exposés n'y perdent pas trop.

Dans une série de mémoires, dont les matériaux sont déjà réunis, on examinera tout d'abord les caractères parasitiques proprement dits et ensuite, successivement, diverses questions d'anatomie ou d'histologie, dont l'intérêt déborde assez généralement le groupe directement étudié. Ces travaux d'ensemble seront clos par un dernier mémoire justificatif et documentaire, comprenant les aperçus monographiques des principales espèces.

Il serait assez inutile de déplorer les lenteurs d'un travail resté plus de douze ans sur le métier. Les difficultés inhérentes à l'identification, stade par stade, de parasites que l'on ne rencontre le plus souvent que par hasard et isolément, sont bien connues de ceux qui s'occupent de ce genre de recherches. Nous avons eu à compter de plus avec des ennuis d'un ordre autrement pénible. Des déplacements forcés de France aux Pays-Bas, puis en Espagne, devaient couper court à toute étude, même très avancée, dont l'achèvement était lié aux espèces locales, et nous pourrions dresser une longue liste de ces interruptions irrémédiables. Il est juste néanmoins de reconnaître que, par un autre côté, ces déplacements et quelques excursions temporaires qui s'y sont ajoutées ont été avantageux à nos recherches, en mettant à notre portée de nouveaux types. Les quelque 90 espèces dont il sera question dans les pages qui suivent se rapportent, à peu d'exceptions près, à 5 localités très différentes : Uclés (Espagne centrale), Vals près Le Puy (France centrale), Gemert (Brabant septentrional), S. Fiel (Portugal), Sarria (Catalogne).

Nous exprimons nos sincères remercîments aux savants Diptéristes qui nous ont aidé dans la détermination de notre matériel. Quand il s'agit d'insectes aussi difficiles que les muscides, cette détermination ne saurait avoir quelque valeur que si elle émane d'un spécialiste faisant autorité. Dans l'intérêt de notre travail, nous n'avons pas hésité à importuner directement des représentants qualifiés de la Diptérologie, en Allemagne et en France, et nous nous empressons de dire que, malgré l'état souvent très défectueux des spécimens soumis à leur contrôle, ils ont fait à nos demandes l'accueil le plus obligeant. Successivement nous avons reçu des déterminations du regretté Mik, de Vienne, de MM. P. Stein, de Genthin, E. Girschner, de Torgau, et surtout de M. J. Villeneuve, de Rambouillet. Avec l'amabilité particulière qu'il apporte dans ses relations, M. le Dr Villeneuve a ajouté à ce service celui de nous envoyer à plusieurs reprises des mouches vivantes, propres à la dissection.

Sans entreprendre de remercier individuellement tous ceux qui ont favorisé notre travail — et nous croyons en cela nous conformer au caractère d'intimité discrète des services reçus, — nous ne pouvons pas ne pas rappeler ici les noms de quelques amis qui se sont spécialement dévoués pour nous fournir du matériel.

Une chenille de la péninsule ibérique, le *Chondrostega Vandalicia* Mill., était pour nous d'un intérêt particulier, en raison de ses parasites.

Avec une inépuisable complaisance, M. le Dr ALVARO DE YENDRZEYOUSKI nous a mis à même d'en poursuivre l'exploration, après notre départ dUclés, en nous l'envoyant annuellement par lots répétés de plusieurs centaines.

Cette même chenille, avec d'autre matériel d'étude, nous a été envoyée de S. FIEL (Portugal), par notre confrère et ami le P. TAVARES. Il nous est particulièrement agréable de rappeler ici le souvenir du collège de S. FIEL, où nous avons trouvé, en plus d'une charmante hospitalité, l'occasion de recueillir et d'étudier sur place quelques intéressantes espèces. La faune de S. FIEL est assurément très riche, mais beaucoup d'autres, en Portugal et ailleurs, nous paraîtraient telles si elles étaient, comme celle-là, bien étudiées.

Nous devons également beaucoup de matériaux et de déterminations à MM. L. DE JOANNIS, de Vannes, J. DE JOANNIS, de Paris, J. THALHAMMER, de Kalocza (Hongrie).

Maison d'études philosophiques et scientifiques, S. J.
Gemert (Hollande), novembre 1909.

CHAPITRE I.

Caractères anatomiques et biologiques en relation avec la prise de possession de l'hôte.

A. Définition des groupes parasitiques.

De très bonne heure on a soupçonné d'abord, puis nettement reconnu chez les muscides parasites deux manières générales d'envahir leur hôte.

RÉAUMUR (1738, T. IV, p. 358) écrivait déjà, à propos de celles qui parasitent les chenilles : « je n'ai point trouvé à la mouche fémelle une partie propre à introduire l'œuf dans le corps de la chenille, je crois qu'elle se contente de le laisser collé sur la peau, et que quelques autres mouches de la même classe y laissent un ver ».

La dissection justifia plus tard ces prévisions. Dans son remarquable travail sur les Tachinaires, v. SIEBOLD (38) reconnut, à côté d'un groupe sûrement larvipare, l'existence de plusieurs espèces qu'il ne se croyait pas autorisé à considérer comme telles. Quelques années après, DUFOUR (51),

tout en attribuant à la généralité des Tachinaires proprement dits l'aptitude à expulser des larves déjà écloses, trouve dans les groupes voisins des *Phaniinæ* et des *Gymnosominæ* des espèces nettement ovipares.

L'idée s'accréditait ainsi qu'une jeune larve de mouche parasite devait s'introduire elle-même dans le corps de son hôte, soit qu'elle eut été expulsée déjà éclose de l'utérus maternel, soit qu'elle fut sortie d'un œuf collé sur la victime. Plus d'une fois même l'un des deux procédés a été perdu de vue au profit de l'autre et les Tachinaires ont été considérés comme simplement larvipares (Claus, Traité de Zoologie), ou simplement ovipares (Girard, Traité élémentaire d'Entomologie).

Mais il est manifeste que les caractères de larviparité et d'oviparité, d'ailleurs susceptibles de degrés, peuvent se combiner diversement avec d'autres circonstances, de nature très variée, et ne sauraient suffire seuls à définir la prise de possession de l'hôte. On l'a bien vu lorsque Sasaki (86), pour ne citer que cet exemple, a révélé aux zoologistes le procédé si inattendu qui met en possession de son habitat la jeune larve de l'Oudji, espèce ovipare, mais combien différente de celles qui collent leurs œufs sur les chenilles !

Pour distribuer les espèces en groupes homogènes au point de vue parasitique, il faut tenir compte de tout un ensemble de conditions du premier développement ontogénique, avant tout des caractères de l'œuf et de l'appareil femelle tant interne qu'externe, de l'incubation intra- ou extra-utérine et enfin des particularités biologiques ou éthologiques de l'introduction de la larve dans le corps de l'hôte.

Le principe de cette classification a été certainement entrevu par v. Siebold et Dufour. Ces auteurs ont effectivement mentionné des différences entre les espèces ovipares et les espèces larvipares, aussi bien pour la forme et le nombre des œufs que pour la conformation de l'utérus postérieur. Il restait à préciser les observations et à les étendre. C'est ce qui vient d'être réalisé dans une très large mesure, à la fin de l'année dernière, par Townsend, à la fois sur des Tachinaires d'Amérique, d'Europe et du Japon (08). Dans ce travail, auquel nous nous référerons fréquemment et qui constitue la plus importante publication qui existe sur le sujet, l'auteur distingue cinq modalités différentes dans la reproduction des Tachinaires :

1. Ponte sur le corps de l'hôte;
2. Ponte sur les feuilles (dont l'hôte se nourrit);
3. Dépôt de larves sur la peau de l'hôte ;

4. Introduction de larves sous la peau de l'hôte;
5. Dépôt de larves sur les feuilles (où l'hôte doit passer).

Ce tableau paraît tout d'abord exhaustif. Néanmoins à tenir compte, non pas seulement de l'observation directe, mais aussi des indications fournies par telles particularités de l'œuf et de l'appareil reproducteur en général, à considérer l'ensemble des espèces entomobies, sans se limiter aux Tachinaires proprement dits, on est amené à distinguer un beaucoup plus grand nombre de groupes. Pour plus de rapidité, leur définition sommaire peut être proposée sous forme dichotomique dans le tableau suivant :

A. Œuf court, le rapport de ses deux axes pouvant descendre à 1.1 et n'atteignant pas 2.5; une face d'assiette nettement aplatie; chorion épais, rigide, sec à l'éclosion sur la face convexe ou dorsale, mince et collant sur la face plane ou ventrale;

B. Œuf macrotype, de dimensions variables avec la taille de la mère, mais toujours relativement considérables (527 à 935 μ); utérus postérieur ordinairement court et large, parfois long et étroit *(Thrixion)*, mais toujours conformé en simple conduit de passage pour les œufs; ceux-ci collés par la mère sur le corps de l'hôte,

Groupe I [Type : *Meigenia floralis*].

B_1. Œuf microtype (187 à 408 μ), de dimensions indépendantes, dans une large mesure, de la taille de la mouche; utérus postérieur conformé en un appareil de semi-incubation où les œufs s'accumulent en très grand nombre et se développent jusqu'au voisinage de l'éclosion, très allongé à l'état gravide ou modérément allongé; œuf collé près d'éclore sur les feuilles ou déposé sur les matières dont l'hôte se nourrit et destiné à être ingéré avec elles,

Groupe II [Type : *Gonia atra*].

A_1. Œuf long, le rapport de ses axes très fréquemment supérieur à 2.5, pouvant dépasser 5; pas de face aplatie; chorion mince ou très mince, flexible;

B. Œuf non appendiculé;

C. Femelle dépourvue de pièces apicales cornées;

D. Utérus gravide en bissac, constituant un appareil d'incubation où les œufs, souvent modérément nombreux mais grands, subissent leur développement complet; ils donnent des larves particulièrement robustes, très pareilles aux asticots ordinaires,

Groupe III [Types : *Miltogramma*, *Sarcophaga*].

D_1. Utérus gravide en boudin;

E. Chorion très mince et de même épaisseur sur tout le pourtour de l'œuf; larve 1re munie d'accidents cuticulaires constituant une protection spéciale et indiquant que la pénétration dans le corps de l'hôte ne suit pas immédiatement la naissance;

F. Ovarioles ordinairement très nombreux (50-150) et multiloculaires, ce qui fournit un nombre global de germes très élevé; utérus gravide en long boudin enroulé en hélice plate, constituant un appareil d'incubation où les œufs s'accumulent transversalement et en plusieurs séries juxtaposées; larves disséminées par la mère au voisinage de l'hôte, spécialement sur ses plantes nourricières (parfois sur l'hôte?),

Groupe IV [Type : *Echinomyia fera*].

F_1. Ovarioles moins nombreux; utérus incubateur en boudin très allongé et relativement grêle (*Bigonichæta*, *Glaucophana*), ou modérément allongé et en massue; disposition des œufs régulière et transversale (*Bigonichæta*) ou longitudinale et irrégulière; larves disséminées au voisinage de l'hôte (?),

Groupe V [Type : *Bigonichæta setipennis*].

E_1. Chorion ordinairement un peu plus épais du côté dorsal; larves 1res sans accidents cuticulaires spéciaux; ovarioles modérément nombreux (15-55); utérus gravide de longueur médiocre et plus ou moins en massue, décrivant une ou deux boucles en tire-bouchon, où les œufs s'accumulent transversalement ou longitudinalement; œuf déposé par la mère prêt à éclore sur le corps de l'hôte,

Groupe VI [Type : *Cyrtophlebia ruricola*].

C_1. Femelle pourvue de pièces apicales cornées, destinées à perforer le corps de l'hôte;

D. Œuf non atténué au pôle postérieur; utérus gravide s'allongeant en un appareil intestiniforme d'incubation, dans lequel les œufs s'accumulent en une seule série transversale;

E. Un appareil de perforation du tégument de l'hôte et un instrument d'inoculation de l'œuf, distincts,

Groupe VII [Type : *Compsilura concinnata*].

E_1. Instruments de perforation et d'inoculation réunis,

Groupe VIII [Type : *Cercomyia curvicauda*].

D_1. Œuf sensiblement atténué en arrière; utérus postérieur demeurant court même à l'époque de la ponte et n'offrant pas les caractères (abondance de trachées) d'un appareil d'incubation; pièces apicales cornées de forme et de fonction variables (contention, perforation),

Groupe IX [Types : *Hyalomyia*, *Conops*,?*Ocyptera*].

B_1. Un appendice au pôle postérieur de l'œuf, constituant un support pour le collage de l'œuf; ovarioles modérément nombreux; utérus gravide intermédiaire par sa conformation entre le simple conduit de passage et l'appareil d'incubation,

Groupe X [Type : *Carcelia cheloniæ*].

La comparaison entre cette distribution et celle de Townsend se fera plus fructueusement dans l'étude individuelle des groupes. Pour le moment il suffit de remarquer en général les points suivants : la division 1 de Townsend est scindée et fournit les groupes I et X; sa division 2, maintenue telle quelle, correspond au gr. II; sa division 3, un peu modifiée dans sa caractéristique, correspond, au moins pour partie, au gr. VI; ses divisions 4 et 5 forment telles quelles les gr. VII et IV; les groupes III, VIII, IX, ne sont pas représentés dans le matériel étudié par l'auteur américain.

On ne saurait envisager ce tableau comme compréhensif de tous les Diptères à larves endoparasites. Même en acceptant comme une base suffisamment approchée l'évaluation du nombre des espèces par Brauer et Bergenstamm (94) pour les muscides, nous ne pouvons guère nous flatter d'en avoir exploré plus de 15 %. Parmi celles qui restent, beaucoup, nous en avons la confiance, prendront place très naturellement dans les groupes définis; mais d'autres, surtout parmi celles à œuf long, devront former des groupes peut-être fort différents, ou obligeront à modifier la caractéristique de ceux que nous admettons provisoirement.

Il est à peine besoin de faire observer que les groupes parasitiques ne sauraient en général coïncider avec les divisions de la systématique. Le parasitisme est le résultat d'une adaptation secondaire pouvant se présenter avec des traits communs chez des espèces éloignées (convergence), avec des traits différents chez des espèces voisines. La distribution parasitique peut néanmoins rendre service à la systématique en permettant une plus exacte

appréciation de certains caractères extérieurs, il n'est que juste de le reconnaître. En tout cas elle s'impose lorsqu'il s'agit d'étudier biologiquement et éthologiquement cette grande question du parasitisme.

B. L'appareil femelle, l'œuf et l'invasion de l'hôte dans les divers groupes parasitiques.

Groupe I. Espèces collant sur le corps de l'hôte un œuf court, macrotype.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes (1).
Cistogaster globosa F.	?
Gymnosoma rotundatum L.	Hémiptères adultes *(Pentatomides)*.
Meigenia floralis MEIG. » » *v. major* (GIRSCHNER)	Larves phytophages de coléoptères.
Nemorilla maculosa MEIG.	Chenilles, de tinéides principalement.
Parasetigena segregata RND. (2)	Chenilles
Phasia crassipennis F. (♀ = *analis* F.) » » v. *rostrata* EGG.	Hémiptères adultes *(Pentatomides)*.
Ptychomyia selecta MEIG.	Larves de *Tenthrédinés*.
Stylogymnomyia nitens MEIG.	?
Tachina larvarum L (3)	Chenilles nombreuses.
» *rustica* FALL.	Larves de *Tenthrédinés* et chenilles.
Thrixion Halidayanum RND.	*Phasmidés* (larves et adultes).
Tricholyga major B.B.	Chenilles ?
Winthemyia 4-pustulata F.	Chenilles, entre autres celle de *Cucullia* [*Verbasci*.
?*Xysta grandis* EGG. (an SCHIN ?) ? » *semicana* EGG.	?

(1) Des indications plus complètes sont renvoyées au dernier mémoire.

(2) Indiqué aussi par TOWNSEND comme déposant ses œufs sur le corps de l'hôte.

(3) D'accord avec TOWNSEND, nous tenons cette espèce pour ovipare, tandis que NIELSEN, dans son excellente thèse parue tout récemment (09), la considère comme vivipare. La divergence ne saurait tenir à l'appréciation même du caractère d'oviparité ou de larviparité et dépend par suite de la détermination de l'espèce. Ayant plus d'une fois touché du doigt le danger d'une confusion, quand il s'agit d'identifier un adulte avec une des multiples larves que peut héberger un même hôte, nous avons cru devoir soumettre la question à un nouveau contrôle. Une femelle de *T. larvarum* authentique, gracieusement mise à notre disposition par M. le Dr VILLENEUVE, ayant été ramollie dans la potasse, on a pu en extraire des œufs à terme remarquablement pareils à ceux de *Tricholyga major* B.B. et tout à fait caractéristiques du groupe.

Nous croyons, d'après quelques rapprochements qui ne permettent pas cependant une conclusion ferme, que les stigmates antérieurs attribués par l'auteur danois à son *T. larvarum*, aussi bien que l'ensemble de ses données, indiquent une espèce effectivement larvipare, du groupe IV.

Ce groupe, l'un des mieux définis et des plus homogènes au point de vue parasitique, réunit des espèces de tribus très diverses et parasitant des représentants de cinq ordres différents.

Toutes ces espèces sont normalement ovipares *sensu strictiori*. L'œuf est pondu sans avoir nécessairement séjourné dans l'utérus postérieur, celui-ci ayant la valeur d'un conduit d'évacuation, nullement celle d'un réservoir d'accumulation, ou d'un organe d'incubation. Il peut arriver toutefois qu'en l'absence des conditions favorables à la ponte, un œuf déjà descendu dans l'utérus postérieur et par suite fécondé y séjourne assez longtemps pour que l'embryon se développe. On sait que ce phénomène, découvert par v. SIEBOLD (38) chez *Calliphora vomitoria* L., a été appelé par lui *viviparité accidentelle* (1); nous l'avons observé entre autres chez *Xysta grandis* et *Parasetigena segregata*.

L'établissement de la liste précédente — et cette remarque devra s'appliquer aux listes correspondantes des divers groupes — repose, pour quelques espèces, sur une étude biologique complète et sur la reconstitution, de l'œuf à l'œuf, de tout le cycle biologique (2). Pour d'autres, les observations sont plus lacuneuses, mais toujours nous avons relevé les caractères de l'œuf à terme et de l'ensemble de l'appareil femelle : c'est là qu'il faut chercher les principales particularités liées à la prise de possession de l'hôte et définissant par suite la modalité particulière du parasitisme.

Quelques autres espèces appartiennent à ce même groupe, d'après les données de TOWNSEND, savoir : 3 espèces européennes (*Tricholyga grandis* ZETT., *Tach. utilis* TOWNS., et une espèce rapportée avec doute au g. *Hemi-*

(1) C'est à tort que HENKING (88) attribue à LEUCKART la première observation de la viviparité accidentelle.

Ayant eu l'occasion de vérifier le phénomène chez *Calliphora vomitoria*, nous croyons pouvoir ajouter aux observations de SIEBOLD que cette espèce expulse la jeune larve même en l'absence de toute substance apte à l'alimenter, ce qui permet la descente d'un autre œuf.

La larviparité accidentelle est une particularité biologique sans doute assez répandue. C'est ainsi que COLLINGE (06) est amené à l'admettre chez *Oestrus ovis* L., sous peine de ne pouvoir mettre d'accord le résultat de ses observations avec ceux de RILEY.

(2) En parlant des méthodes qu'il a utilisées pour l'élevage des Tachinaires, TOWNSEND fait ressortir que c'était là un travail tout nouveau, personne n'ayant élevé méthodiquement ces insectes depuis l'œuf jusqu'à la mouche. En réalité, ce sont surtout les dimensions des cages qui sont nouvelles. Si notre courte note sur *Meigenia floralis* (02) était tombée sous les yeux de l'auteur, il aurait pu se rendre compte que cette espèce, par exemple, a été suivie stade par stade depuis l'œuf pondu en captivité jusqu'à la mouche. Il n'est que juste d'ailleurs de reconnaître que les vastes installations du « Gipsy Moth Laboratory » et les essais de colonisation des parasites, organisés en grand par le Département d'Agriculture des États-Unis, devaient avoir, même pour la science pure, d'heureux résultats; la publication de TOWNSEND en est une première bonne preuve.

masicera); 2 espèces représentant au Japon le *T. larvarum*, mais distinctes; 1 espèce américaine *(Tach. clisiocampæ* Towns.).

Appareil femelle, FIG. 1 *t* et 2 *t*.

Chaque ovaire est constitué par un ensemble d'ovarioles ou gaînes supportés par des calicules, ceux-ci se réunissant entre eux successivement pour former la trompe. Nous n'avons jamais pu reconnaître l'existence d'un calice commun, à moins qu'on ne veuille donner ce nom au dernier carrefour qui résulte de la confluence des branches caliculaires.

Le nombre des ovarioles varie entre des limites très étendues, d'espèce à espèce ou même d'individu à individu, sans s'élever jamais autant que dans les autres groupes. Nous l'avons trouvé compris entre 10 *(Gymnosoma rotundatum, Tachina rustica)*, et 30 *(Tricholyga major)*. L'ovaire peut être dit *paucifolliculaire*.

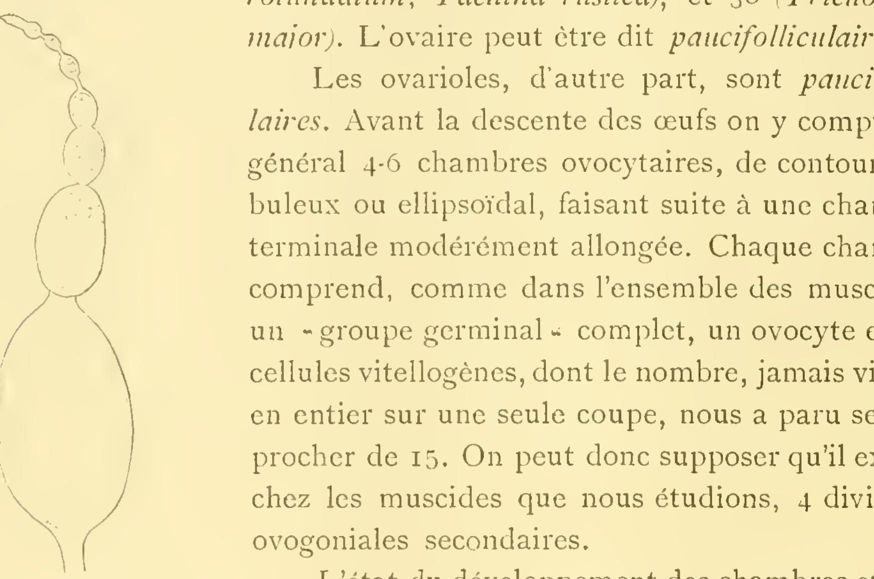


FIG. 1 *t*. Ovariole du type le plus ordinaire dans le groupe I, d'après *Tricholyga major*. — 7 chambres ovocytaires, la plus âgée contenant un ovocyte mûr, sans folliculaires ni nourricières, les autres un groupe germinal de plus en plus jeune avec les folliculaires correspondantes; la 7e ne se distingue de la terminale que sous la forme d'un renflement. (Gr. : 45.)

Les ovarioles, d'autre part, sont *pauciloculaires*. Avant la descente des œufs on y compte en général 4-6 chambres ovocytaires, de contour globuleux ou ellipsoïdal, faisant suite à une chambre terminale modérément allongée. Chaque chambre comprend, comme dans l'ensemble des muscides, un « groupe germinal » complet, un ovocyte et ses cellules vitellogènes, dont le nombre, jamais visible en entier sur une seule coupe, nous a paru se rapprocher de 15. On peut donc supposer qu'il existe, chez les muscides que nous étudions, 4 divisions ovogoniales secondaires.

L'état du développement des chambres et, par suite, l'aspect général de l'ovaire, varient avec les espèces et avec l'âge de la mouche.

Dans la plupart des espèces, il ne se développe qu'un œuf ou un petit nombre d'œufs à la fois dans chaque ovaire. Dans ce cas les diverses gaines sont dissemblables de très bonne heure, souvent dès l'éclosion de la mouche, la dernière chambre étant occupée, chez quelques-unes, par un œuf entièrement développé, FIG. 1 *t*, sans cellules vitellogènes, ni cellules folliculaires, et chez d'autres par un œuf ou un groupe germinal beaucoup moins avancé. Dans toutes les gaines, d'ailleurs, les dimensions des chambres croissent régulièrement de haut en bas.

Dans un sous-groupe particulier, dont le *Thrixion* est jusqu'ici le seul représentant connu, il semble que tous les ovocytes appelés à se développer aient, dès l'éclosion de la mouche, leurs dimensions définitives, celles même des œufs pondus. Il en existe 3 dans chaque ovariole (peut-être 4 dans certains ovarioles ou chez certaines femelles), tout prêts à descendre et directement entourés par la paroi de l'ovariole, les nourricières et les folliculaires étant déjà résorbées. Ils ne sont pas exactement opposés par leurs bouts, mais empiètent plus ou moins les uns sur les autres, ce qui contribue à donner à l'ensemble de l'ovaire un aspect un peu irrégulier. Nous croyons, sans l'avoir vérifié directement, d'après des indices que nous retrouverons d'ailleurs dans d'autres groupes, que ces œufs représentent toute la portée de la mouche. Il n'existe au-dessus de cette série, dans chaque ovariole, qu'un amas assez indistinct de chambres jeunes, mal séparé de la chambre terminale, dans lequel on ne tarde pas à observer des marques de dégénérescence.

Les trompes sont des tubes minces, confluant bientôt ensemble pour constituer l'utérus antérieur, qui n'est pas sensiblement plus large, mais auquel fait suite l'utérus postérieur ou vagin, à parois beaucoup plus épaisses et de calibre beaucoup plus fort.

Cette dernière partie de l'appareil femelle se ramène, chez la grande généralité des muscides, à un tube en cœcum recevant dorsalement, près de son extrémité aveugle, les débouchés successifs de l'utérus antérieur, de l'appareil spermathécal et des glandes accessoires, FIG. 48. Dans la plupart des espèces qui nous occupent, FIG. 2*t*, *A*, *B*, il est court, droit, très large par rapport à l'utérus antérieur et à parois très épaisses, renforcées en arrière par une forte musculature spécialement affectée aux manœuvres de la ponte ; les œufs n'y séjournent pas d'ordinaire et ne font qu'y passer un par un. Chez le *Thrixion*, au contraire, FIG. 2*t*, *C*, c'est un



FIG. 2*t*. Appareil femelle dans le gr. I d'après des préparations étalées ; — *A*, chez *Tricholyga major* (face ventrale) ; — *B*, chez *Tachina rustica* (vue latérale de l'utérus) ; — *C*, chez *Thrixion Halidayanum* (vue dorsale). Gr. : 8.

ga, glande accessoire ; — *o*, contour des ovaires ; — *s*, spermathèque ; — *r*, rectum ; — *up*, utérus postérieur.

tube en boyau long et flexueux, à peine plus large que l'utérus antérieur; il est probable qu'à l'époque de la ponte — il ne nous a pas été possible d'examiner des femelles gravides — il s'y réunit toute une série d'œufs, placés les uns derrière les autres. Ce fait est sans doute en rapport avec la circonstance particulière, plus haut signalée, que toute la ponte de cette mouche est à terme presque en même temps et très tôt après l'éclosion. Mais il importe de remarquer que malgré son développement en longueur ce type d'utérus se présente simplement comme un conduit de passage, sans l'extrême abondance de trachées qui caractérise les réservoirs d'incubation, dont nous aurons à parler dans d'autres groupes.

Le récessus ou éperon antérieur, formé par l'extrémité aveugle, bien visible sur les coupes sagittales et chez certaines espèces, FIG. 48, *e*, assez visible sur les vues *in toto* de profil, FIG. 2*t*, *B* (où il a été intentionnellement exagéré), est souvent à peine marqué et difficile à préparer, ainsi que le remarque BRUEL (97), à cause de la puissante musculature qui l'entoure.

Les spermathèques, « orbicelles » de DUFOUR (¹), sont au nombre de trois (la plupart des espèces), ou réduites à une seule (*Tachina rustica*). Leur capsule chitineuse ou *intima* est un peu variable suivant les espèces, pour la forme, la teinte, la grosseur; elle est le plus souvent ovoïde ou piriforme, d'apparence nue à la loupe, vu la ténuité de la couche matricielle, ou logée dans un paquet régulier ou irrégulier d'apparence adipeuse (*Trich. major*, FIG. 2*t*, *A*) (2). Le pédoncule tubuleux qui relie la capsule à l'utérus est le plus souvent mince dans sa région proximale et plus ou moins élargi distalement, avant son débouché. La dilatation est particulièrement remarquable chez *T. rustica*, FIG. 2*t*, *B*, où le conduit prend visiblement la signification d'un réservoir spermatique supplémentaire. Les trois pédoncules, dans le cas d'une triple spermathèque, débouchent à un même niveau et souvent, à ce qu'il nous a paru, après une confluence plus ou moins complète que nous n'avons pas cherché à constater, il est vrai, dans le groupe actuel.

Les glandes accessoires sont des cœcums de longueur très variable suivant les espèces, très longs (*Trich. major*), ou très courts (*Thrixion*), s'atténuant plus ou moins sensiblement en un pédoncule tubuleux filiforme avant de déboucher dans l'utérus. Leur extrémité aveugle est tantôt libre, tantôt

(¹) D'après HOLMGREN (04, p. 446), ce terme aurait été appliqué aux *glandes accessoires* (qui étaient pour DUFOUR des réservoirs sébifiques et séminaux), mais ce ne peut être là qu'un *lapsus*; le texte et les figures de DUFOUR sont très clairs.

(2) Le revêtement adipeux est indiqué, autour des trois spermathèques, par un contour pointillé.

rattachée à la base de l'ovaire par des trachées [1]. Leur débouché se trouve à un même niveau, en dehors et en arrière par rapport à celui de l'appareil spermathécal.

Au point de vue histologique, les spermathèques et les glandes accessoires ont un caractère commun déjà signalé par Bruel chez *Calliphora* et que l'on retrouve très communément même chez des insectes d'autres ordres : les cellules de l'épithélium chitinogène ordinaire y sont mêlées à de grandes cellules glandulaires à vésicule collectrice et à canal évacuateur intracellulaires, celui-ci allant s'ouvrir à travers l'armature chitineuse dans le lumen de l'organe. Les fig. 49 et 50, empruntées à un représentant du groupe VI (*Compsilura concinnata*) donnent une idée de cette disposition et permettent d'ajouter quelques remarques très générales, relativement à l'état comparatif des deux sortes d'organes chez les muscides.

Dans la spermathèque, la couche épithélio-glandulaire est relativement mince et l'armature chitineuse interne, ou *intima*, épaisse. La vésicule collectrice, dans les cellules glandulaires, est modérément développée, de teinte assez sombre; elle offre une zone périphérique diversement structurée suivant les espèces (vaguement radiée chez *Compsilura*) et une zone centrale d'où part un canal excréteur non visible sur les cellules dessinées. Ce canalicule, dont la paroi est assez fortement chitinisée, ne se laisse pas poursuivre, dans nos préparations, jusqu'à l'*intima*, mais celle-ci présente de nombreux pertuis, *p*, fig. 50, bien visibles surtout sur les vues de face, beaucoup plus nombreux que les cellules. Cette circonstance tendrait à faire supposer que celles-ci écoulent leur produit de sécrétion par plusieurs pores.

Dans la glande accessoire les cellules sécrétantes sont plus grandes; leur vésicule collectrice atteint des dimensions énormes et prend souvent l'aspect d'une cavité globuleuse à contenu hyalin. Le noyau est repoussé excentriquement en dehors et le canal excréteur se retrouve souvent au pôle de la vésicule qui avoisine la lumière de la glande sous la forme d'un tube, *ce*, fig. 49, faisant suite à une sorte de pavillon. Sur le vivant et *in toto* ces vésicules collectrices apparaissent comme des boules brillantes, donnant à l'organe un aspect particulier.

---

[1] Bruel ne se prononce pas catégoriquement sur la nature de cette liaison chez *Calliphora*, mais parle d'une partie terminale mince, courte, où peuvent se prolonger la couche externe et la couche interne de la zone glandulaire. Nous avons toujours vu dans nos espèces que le principal, sinon le tout de ce tractus est trachéen. Il peut y avoir aussi un ruban musculaire, comme cela est d'ailleurs fréquent dans les attaches interviscérales, chez les insectes, mais la couche interne de la couche glandulaire (intima?) n'y intervient pas.

Nous nous abstiendrons de longs rapprochements avec d'autres descriptions de l'utérus postérieur et de ses annexes chez les muscides. Nous devons néanmoins constater que nos résultats, tout à fait d'accord avec ceux de Bruel (97), offrent de radicales différences par rapport à ceux de Lowne (90-95).

Différences, avant tout, d'interprétation générale des glandes accessoires. Ces organes sont devenus pour le savant monographe de la mouche bleue des *parovaria*, les vrais organes formateurs des ovules. Cette idée, visiblement chère à son auteur et sur laquelle il est revenu à diverses reprises, irait à bouleverser nos connaissances les plus positives sur l'appareil femelle des Insectes en général. Bruel a montré qu'elle ne pouvait s'appuyer que sur des préparations insuffisantes et sur une interprétation inexacte de la vésicule collectrice dont il est question ci-dessus. Nous ajouterons que la communication de l'extrémité antérieure de la glande avec la base de l'ovaire, indispensable dans l'hypothèse de Lowne, n'existe pas (beaucoup d'espèces), ou est réduite à une attache trachéenne.

Différences, aussi, de rapports topographiques. Lowne, et ce point encore a été justement critiqué par Bruel, fait déboucher ses *parovaria* bien en avant des spermathèques. Berlese (09), qui reproduit sa fig. 95 (du texte) dans son excellent traité *Gli Insetti* en cours de publication, en rectifie la légende pour ce qui est du nom *parovaria*, justement remplacé par celui de « ghiandola accessoria »; la mesure, toutefois, est encore insuffisante, et c'est toute la figure qui est inexacte, comme l'a montré Bruel et comme le confirment nos propres recherches.

Si les idées de Lowne surprennent par leur nouveauté injustifiée, on trouve par contre des publications où l'on remarque, par rapport à des idées anciennes, une trop grande fidélité. C'est ainsi que pour Marchand (96) les spermathèques d'*Echinomyia fera* sont encore des *glandes sébifiques* de Dufour et les glandes accessoires, des réservoirs séminaux.

Il n'existe, dans le groupe d'espèces qui nous occupe, aucun organe externe qui puisse faire songer à des manœuvres particulières de la ponte. Chez le plus grand nombre, la plaque sous-génitale, ou dernier ventrite visible au repos, est une simple lame chitinisée, de forme plus ou moins triangulaire, et les valvules anales se présentent comme de simples tubercules poilus. Chez *Cistogaster* et *Gymnosoma*, la plaque s. g. est en forme de selle turque et apte, en jouant de haut en bas, à agir comme un harpon. Les valvules anales sont en même temps assez cornées et spatuliformes. Il se

pourrait que ces divers accessoires interviennent de quelque manière lors de la ponte. Pourtant les œufs de *Gymnosoma*, que nous avons souvent observés sur divers Hémiptères, étaient simplement collés sur un endroit quelconque du corps, comme ceux des autres espèces du groupe.

Régulièrement les œufs sont expulsés au fur et à mesure qu'ils descendent des ovaires. Jamais nous n'en avons rencontré plus d'un dans l'utérus postérieur, en pleine période de ponte, tandis qu'il est fréquent d'en voir plusieurs dans les trompes et dans l'utérus antérieur. Cela n'empêche pas que la mouche ne puisse pondre de suite plusieurs œufs, comme nous l'avons observé chez *Meigenia floralis*. Cette circonstance montre que la descente des œufs, à partir des ovarioles, et l'acte capital de leur imprégnation, sous le débouché des spermathèques, peuvent se faire avec une grande rapidité.

Inutile d'ajouter que des réflexes, admirablement combinés, gouvernent l'ensemble de ces mouvements. La descente dans la chambre d'imprégnation paraît être normalement inhibée jusqu'au moment favorable, probablement jusqu'à un déclenchement psycho-réflexe provoqué peut-être par la vue d'un hôte approprié. Dans un appareil femelle rapidement extirpé et examiné vivant dans l'eau salé, on peut surprendre parfois la descente d'un œuf et constater qu'en effet, après avoir parcouru assez lentement et sans secousses la trompe et l'utérus antérieur, il est quelquefois arrêté par une contraction brusque, au moment de tomber dans la chambre d'imprégnation.

Nous croyons devoir considérer comme exceptionnels les cas où l'œuf séjourne dans cette chambre, jusqu'au développement plus ou moins avancé de l'embryon.

Œuf, FIG. 1-6.

L'œuf présente dans ce groupe un ensemble de traits qu'on ne trouve jamais réunis dans un autre et qui suffiraient, même indépendamment de l'appareil femelle, à caractériser une espèce de celui-ci.

Ses dimensions absolues, qui déterminent manifestement la taille et la robustesse de la jeune larve, sont considérables, et ce caractère déjà est en rapport avec la prise de possession de l'hôte : plus petite et plus grêle, la larve naissante serait moins apte au travail qu'elle devra effectuer pour perforer un tégument pouvant être fortement chitinisé.

On y distingue un côté convexe ou légèrement déprimé (*Gymnosoma*) et un côté aplani, celui-ci définissant d'avance la surface de contact avec le corps de l'hôte, lors de la ponte, en même temps que la face ventrale de l'embryon, au moment de l'éclosion. Ce côté aplani ou ventral est adhésif, au moment de la ponte.

Le contour latéral est elliptique ou ovale, le pôle antérieur ou micropylaire étant un peu plus pointu que le pôle postérieur. La largeur est toujours considérable par rapport à la longueur, le rapport de ces deux dimensions se rapprochant assez de l'unité, dans le cas de *Gymnosoma rotundatum*, pour que Dufour ait pu décrire l'œuf de cette espèce comme hémisphérique. Plus généralement, pourtant, ce rapport s'élève sensiblement et peut dépasser 2 (*Meigenia floralis*, *Thrixion Halidayanum*).

La face dorsale se raccorde à la face ventrale de diverses manières : insensiblement et sans accidents autres que les inégalités de la face aplanie, devenue collante (*Tricholyga*); par l'intermédiaire d'une arête plus ou moins émoussée (*Gymnosoma*); par celui d'une arête laminaire et enroulée (*Nemorilla*) ou plane (*Winthemyia*).

L'épaisseur de la coque ou chorion, considérable surtout dorsalement et sur les côtés, est particulièrement caractéristique, et en rapport manifeste avec les conditions du développement embryonnaire, qui est tout entier extra-utérin, et avec celles de la ponte, qui a lieu en un point quelconque du corps de l'hôte : l'œuf se trouve ainsi exposé à des frottements et à des compressions qui, sans une protection aussi efficace, eussent compromis l'existence de l'embryon (1).

La face dorsale est généralement plus sombre, surtout à frais, que la face ventrale (*Gymnosoma*, *Tricholyga*), délicatement pointillée et ornée d'un polygonage en général peu visible, manquant tout à fait par places. Le dessous a un aspect plus lisse, sans fines granulations ni polygonage et offre seulement des inégalités irrégulières, quand la couche collante a une forte épaisseur.

Le micropyle occupe toujours le pôle antérieur, ce pôle étant défini par la situation de l'œuf dans les ovarioles et celle de la larve au moment où elle devient reconnaissable par transparence; mais il peut être tout à fait terminal (*Gymnosoma*), ou sensiblement dorsal (*Winthemyia*), ou au contraire ventral (certains exemplaires de *Gymnosoma*). Il consiste en un per-

(1) A frais, l'épaisseur du côté ventral peut être plus grande que celle du côté dorsal, à cause du gonflement qui affecte la couche adhésive.

tuis simple ou double, occupant le centre d'une rosace de crêtes arquées ou en lignes brisées, qui remplacent dans la région micropylaire le polygonage ordinaire. Les aréoles constitutives de cette rosace sont beaucoup plus petites que celles du polygonage général, et l'observation des coupes établit que les cellules chorionigènes sont moins affaissées dans la région micropylaire et par suite demeurent plus étroites qu'en dehors de cette région. Le contour et la grandeur des divers éléments de la rosace n'ont d'ailleurs rien de stéréotypé : le type général demeure, dans une espèce donnée, mais comporte d'assez grandes variations individuelles.

Lorsque nous avons pu examiner l'œuf bien frais, au moment même de son expulsion, ou après l'avoir extrait des organes maternels, nous avons souvent observé au-dessus du micropyle un amas d'aspect mucilagineux, en forme de cône tronqué ou émoussé, que nous retrouverons avec des caractères plus marqués dans d'autres groupes, et que nous étudierons parmi les questions générales dans un II[e] mémoire, sous le nom de *conducteur micropylaire (Meigenia floralis, Thrixion Halidayanum).*

Enfin, et ce détail est ici d'une grande importance, étant lié à la fois à la nécessité d'une grande résistance mécanique, dans un œuf à incubation toute externe, et à celle des échanges gazeux, il existe sur le côté supérieur des *cryptes respiratoires*, diversement conformés et diversement distribués, FIG. **1**, **2**, **4**, **5**, dont nous renvoyons aussi l'étude détaillée.

Eclosion et pénétration de la larve dans le corps de l'hôte, per perforation primaire du tégument.

L'œuf est tellement placé dans l'oviscapte, au moment de la ponte, que sa face ventrale, rendue adhésive par un mécanisme sur lequel nous aurons à revenir, vient d'elle-même en contact avec le corps de l'hôte sur lequel s'est posée la mouche, et y adhère. Aucune place n'est choisie, ce semble, de préférence à d'autres : on trouve des chenilles portant des œufs de *Tricholyga major* sur la tête ou sur les pattes aussi bien que sur les anneaux du corps; les pentatomes reçoivent des œufs de *Gymnosoma* sur les parties de leur tégument les plus dures, au-dessus de la tête, du pronotum ou du prosternum. La victime ainsi menacée d'infection ne fait rien pour se protéger en se débarrassant de l'œuf, même quand celui-ci adhère peu et la gêne d'ailleurs visiblement, comme lorsqu'il s'agit d'une chenille ayant un œuf de *Tricholyga* à l'extrémité d'une fausse patte.

L'éclosion a lieu d'après un double type.

Chez un certain nombre d'espèces la coquille peut être dite *déhiscente*. Elle s'entrouvre en avant, à la manière d'un fruit bivalve, suivant une ligne de moindre résistance, qui sépare la partie dorsale de la partie ventrale. Cette ligne peut mourir simplement sans ce boucler (*Winthemyia*), ou décrire vers l'intérieur une boucle arrondie qui nous a présenté une véritable uniformité d'allure chez *Tricholyga major*, FIG. 3.

La petite larve, dont les efforts ont provoqué l'éclatement de la coquille, ne l'abandonne pourtant pas aussitôt; elle projette seulement en dehors son extrémité antérieure et attaque de son armure buccale le tégument de l'hôte, tantôt immédiatement en avant de la valve inférieure, tantôt un peu par côté, et ce n'est que successivement, à mesure que le forage avance, qu'elle abandonne sa coque protectrice. Le trou peut empiéter plus ou moins sur la valve inférieure et affecter la forme d'une large boutonnière. C'est le cas chez *Winthemyia* et *Tricholyga*, dont l'armure, dentée en scie en dessus, paraît être manœuvrée d'avant en arrière. Aussi peut-on constater sur les coquilles vides que la valve inférieure est fendue longitudinalement, FIG. 6, comme si la déhiscence s'était faite suivant une ligne en T.

Dans d'autres espèces la coquille est indéhiscente; la petite larve ne la fait pas éclater, mais la perfore du côté ventral, au niveau de son armure buccale, pour atteindre immédiatement par dessous le tégument de l'hôte, FIG. 7, 8, 91. L'armure buccale, dans ce cas, est en général plus robuste, dépourvue de dents, et paraît agir principalement par des rotations ou des déplacements alternatifs latéraux (*Gymnosoma*, *Thrixion*, *Meigenia*).

Telles sont les manœuvres régulières et typiques. Exceptionnellement la petite larve peut sortir de la coquille, que celle-ci éclate ou soit perforée, et, au lieu de pénétrer sur place, aller choisir ailleurs un point d'entrée plus à sa convenance (*Thrixion*, *Winthemyia*).

L'opération du forage chez *Winthemyia*, où nous avons pu l'observer sous la loupe, est complète en quelques heures, 4 environ. La chenille pendant ce temps demeurait immobile, dans le cas observé, sans donner le moindre signe d'excitation. Faut-il penser que, tandis qu'il pousse l'instrument perforateur, le parasite le lubrifie avec une sécrétion anesthésique?

Ce n'est pas seulement l'anesthésie des terminaisons sensitives de l'hôte, c'est aussi le ramollissement de son tégument que l'on voudrait pouvoir constater, tant la surprise est grande à l'idée des résistances dont

la larve naissante doit triompher; on peut apprécier par les FIG. **7**, **8**, **91**, le travail qu'il lui faut accomplir. Dans le cas du *Thrixion*, nous avons cru pouvoir supposer une action chimique de la sécrétion salivaire et cette vue nous paraît conserver sa vraisemblance, puisqu'elle repose sur l'observation très nette de taches de rubéfaction autour du trou d'entrée. Pour les autres espèces nous n'avons rien observé de semblable. Peut-être serait-on fondé à voir le résultat d'une action à la fois chimique et mécanique dans l'état de la cuticule du *Crioceris*, FIG. **91**, que l'on voit en même temps gonflée et comme délaminée dans le sens de la pénétration du parasite. Mais cet aspect feuilleté peut bien être dû à une dislocation simplement mécanique des strates cuticulaires, dislocation qui semble ne s'être pas produite, ou avoir été temporaire, dans le cas du *Piezodorus* perforé par le *Gymnosoma*, FIG. **8**.

Quelque insignifiant qu'il puisse paraître au premier aspect, le type d'éclosion semble commander la première manière d'être du parasite dans le corps de son hôte.

Dans le cas de la coque déhiscente, le trou d'entrée de la larve s'ouvre librement dans l'air, à côté de cette coque vide, et peut servir de soupirail respiratoire définitif. Aussi trouve-t-on dans toutes les espèces explorées que le parasite s'y fixe dès cette première période (*Ptychomyia selecta*, *Tricholyga major*, *Winthemyia 4-pustulata*). La petite larve obture d'ailleurs, à chaque instant, le tunnel qu'elle habite et aucune hémorragie ne se produit.

Dans le cas de l'œuf indéhiscent, le trou d'entrée s'ouvre dans la coquille, non dans l'air, et cette circonstance gênerait les échanges gazeux quand ils deviendront plus actifs, au moment de la croissance. La larve semble en avoir le pressentiment et se laisse tomber parmi les viscères de son hôte, sauf à s'installer plus tard dans un lieu d'élection et à y ouvrir un soupirail. En attendant, le trou d'entrée demeurant libre, une gouttelette d'hémolymphe l'envahit et remplit même la coquille où elle se coagule bientôt, en lui communiquant une teinte particulière. Cette circonstance permet de distinguer à leur simple aspect les coquilles vides de *Meigenia floralis*, p. ex., et dénonce extérieurement la pénétration de la larve.

Nous terminerons ce paragraphe par quelques remarques sur la membrane vitelline.

Cette membrane demeure, comme on sait, dans la coquille, après l'éclosion, sous la forme d'une pellicule généralement très chiffonnée. Son exuviation a-t-elle chez les muscides, comme il semble que ce soit le cas chez d'autres insectes, la signification d'une mue proprement dite? Il ne

semble pas que cette question ait été directement examinée; nous rapporterons ici quelques particularités qui semblent la résoudre affirmativement, pour *Meigenia floralis*.

Dans les cas où la larve a été saisie par le fixateur dans l'acte même de la pénétration, comme FIG. **7** et **91**, on peut observer que son arrière-train est entouré à distance par la membrane vitelline, l'intervalle étant occupé par un liquide coagulé. Celui-ci n'est pas du sang de l'hôte, qui aurait rempli la coquille et montrerait des amibocytes. Ce ne peut être que du liquide ecdysique sécrété par l'épiderme chitinogène, comme dans une mue proprement dite ([1]).

On peut dire, par suite, que pour les muscides il existe une mue contemporaine de l'éclosion, mais bien distincte de ce phénomène. Nous continuerons, toutefois, à en faire abstraction, avec la généralité des auteurs, pour ne compter que les mues survenues durant la vie larvaire proprement dite.

Groupe II. Espèces déposant sur les aliments de l'hôte des œufs microtypes contenant un embryon très avancé et destinés à être avalés.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Baumhaueria goniæformis MEIG.	Chenilles de Noctuelles.
Ceromasia rufipes B.B. (= *vicinalis* PAND.)	Forficules.
Cnephalia bisetosa B.B.	Chenilles de Noctuelles, etc.
[*Crossocosmia (Ugimyia) sericariæ* CORN (Oudji).]	
Frontina laeta MEIG.	Chenilles *(Smerinthus)*.
Gonia atra MEIG.	Chenilles ?
» *divisa* MEIG.	Chenilles ?
» *ornata* MEIG.	Chenilles ?
Masicera sylvatica FALL.	Chenilles assez nombreuses.
Myxexorista libatrix B.B.	»
» *pexops* B.B.	?
Spallanzania Hebes RND.	?
Sturmia pupiphaga RND.	Chenilles.
» *scutellata* RND.	»
Tach. V. (?)	Chenille de *Chondrostega Vandalicia* MILL.

([1]) Nous l'avons appelé *ostracolymphe* (98) en nous référant à la terminologie de HUXLEY. Peut-être faudrait-il préférer à ce nom celui d'*entomolymphe*, qui aurait l'avantage d'éliminer au profit de la clarté toute allusion à un autre groupe d'arthropodes.

Nous groupons tous ces Tachinaires autour d'un type parasitique des plus curieux, le *Crossocosmia sericariæ* CORN., dont on doit l'étude à SASAKI, et qui est demeuré unique jusqu'à la récente publication de TOWNSEND. La dernière espèce n'ayant pu être obtenue adulte, mais offrant à l'état de larve 1re une des particularités biologiques que l'on peut considérer comme liées au caractère microtype de l'œuf, celle de se loger temporairement dans un ganglion nerveux de l'hôte, nous l'y maintenons avec un point de doute, en la désignant provisoirement par les initiales *Tach. V.* (*Tachina Vandaliciæ*).

Cette liste doit être complétée par celle de TOWNSEND, qui évalue à 19 le nombre des espèces se comportant comme l'Oudji. Parmi celles qu'il a observées, nous relevons *Myxexorista* (*Zenillia*) *libatrix* et *Sturmia* (*Blepharipa*) *scutellata*, qui figurent aussi dans notre matériel.

Il s'agit d'espèces ovipares, mais pondant des œufs très petits, déjà parvenus au terme du développement embryonnaire, que l'hôte avale avec ses aliments et qui éclosent dans son intestin. La mouche doit donc posséder un organe d'incubation et l'hôte se nourrir de substances solides assez grossièrement divisées, les fragments dépassant ou égalant tout au plus la grosseur d'un œuf.

SASAKI (86) a considéré l'Oudji comme simplement ovipare, sans indiquer le degré de développement des œufs au moment de la ponte. Cependant le dessin qu'il donne de l'utérus postérieur, bien qu'il se rapporte à l'état de non-gravidité, montre suffisamment qu'il est conformé en organe d'incubation.

DUFOUR (51) tient le *Gonia* (*Spallanzania*) *Hebes* pour *vivipare*, et HOLMGREN (04) répète après lui cette assertion. Nous nous abstiendrons de décider si, accidentellement, des éclosions peuvent avoir lieu dans l'organe maternel; toujours est-il que pour *Spallanzania Hebes* comme pour les 3 *Gonia* ci-dessus mentionnés, l'éclosion n'a lieu normalement que dans l'intestin de l'hôte.

L'indication de BRAUER (83) que les *Gonia* parasitent des Apiaires n'est sûrement pas acceptable dans sa généralité, puisque les 3 espèces ci-dessus mentionnées sont visiblement conformées pour infester des chenilles — nous verrons même plus loin que la parasitation de plusieurs espèces de chenilles par les œufs de *Gonia atra* a pu être réalisée expérimentalement; — ce fait parait déjà suffisant pour que le parasitisme de vrais *Gonia* chez des Mellifères ait besoin d'être rigoureusement vérifié.

Appareil femelle, FIG. 3*t* et 4*t*.

L'ovaire est multi- ou paucifolliculaire : le nombre des ovarioles dépasse 80 dans certaines espèces (sous-groupe de *Gonia atra*), ou tombe à 20 ou 15 dans d'autres (sous-groupe de *Frontina læta*).

Les ovarioles, en tout cas, sont multiloculaires et portent plusieurs œufs simultanément développés, les autres chambres décroissant régulièrement de bas en haut, FIG. 3*t*. Dans de telles conditions, il semble que la période de la ponte puisse se prolonger longtemps, de nouveaux œufs se développant sans discontinuité, tandis que les plus anciens mûrissent et sont expulsés. Mais il existe aussi des espèces qui présentent dans ce groupe la particularité que nous avons relevée chez *Thrixion* dans le précédent : dès l'éclosion de la mouche, toute une série d'œufs à terme se montrent dans les ovarioles et au-dessus de cette série on n'observe qu'une chambre jeune plus ou moins distincte, puis la chambre terminale. Tel est le cas de *Ceromasia rufipes*. Il s'agit là d'espèces particulièrement précoces, qui mûrissent d'un coup toute leur portée. Au rapport d'OSTEN SACKEN (87), PORTSCHINSKI a émis cette idée que, chez *Calliphora erythrocephala* il ne se développe qu'un œuf dans chaque ovariole. Ce fait n'est certainement pas général, mais il semble bien que chez certaines espèces l'ovogenèse soit limitée, et de très bonne heure.

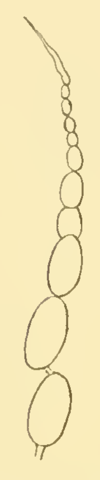


FIG. 3*t*. Ovariole dans le gr. II, d'après *Myxexorista libatrix*, quelques jours après l'éclosion. (Gr. : 45.)

L'ensemble des ovarioles constitue un paquet de forme presque globuleuse, très volumineux même chez les femelles en gestation, nouvel indice du développement successif de nouveaux œufs, FIG. 4*t*, *A*.

Les trompes et l'utérus antérieur sont des conduits étroits, que l'on trouve parfois occupés par un chapelet d'œufs en voie de descendre.

L'utérus postérieur, toujours sous forme de conduit incomparablement plus large que l'utérus antérieur, toujours allongé et dans un grand nombre de cas très allongé, fonctionne comme organe incubateur. Nous désignerons ainsi l'organe décrit par DUFOUR dans d'autres espèces sous les nom de « réservoir ovo-larvigère » et caractérisé pour lui par le fait qu'on y trouve en grand nombre des œufs, d'abord, et plus tard des larves écloses. En réalité, la présence d'un contenu n'est pas nécessaire pour reconnaître un organe

destiné à retenir les œufs jusqu'à leur développement complet et à leur éclosion (*organe incubateur*), ou jusqu'à leur développement presque complet (*organe semi-incubateur*). Un organe de cette nature est caractérisé par l'extrême abondance des trachées qui le desservent sur tout son parcours et qui, dans le cas surtout de non-gravidité, avant que la paroi ne soit distendue, forment un fouillis inextricable. Cette trachéisation n'a rien de commun avec celle d'un utérus servant au simple passage des œufs et est visiblement destinée beaucoup moins aux échanges gazeux de la paroi même qu'à ceux des embryons.

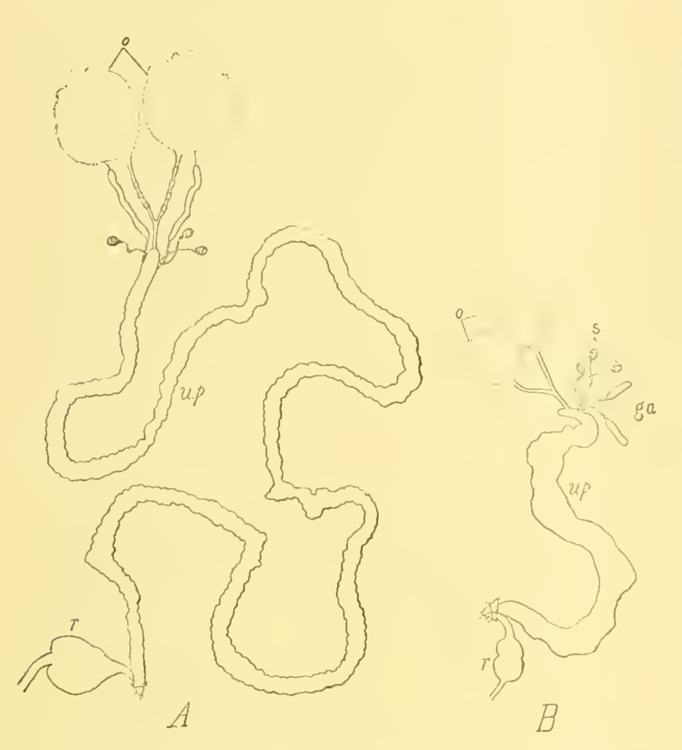


Fig. 4 *t*. Appareil femelle dans le gr. II, d'après des préparations étalées : — *A*, chez *Gonia atra* (vue ventrale); — *B*, chez *Myxexorista pexops* (vue latérale). Gr. : 8.

Même légende que fig. 2 *t*. Dans *A*, les glandes accessoires sont rattachées à la base de l'ovaire correspondant et les trompes contiennent une série d'œufs plus petits que les spermathèques, en voie de descendre.

A considérer les caractères définitifs de l'utérus postérieur gravide, on trouve des différences qui permettent de distribuer les espèces en 3 sous-groupes. Chez les plus prolifiques, l'organe affecte la forme d'un très long tube intestiniforme, dont les anses irrégulières remplissent la cavité abdominale (*Gonia atra*, *divisa*, *ornata*, *Cnephalia bisetosa*) [1]. Chez d'autres, moins prolifiques, il est sensiblement moins long et tend à former une spirale à tours inégaux (*Masicera sylvatica*, *Myxexorista libatrix*, *Spallanzania hebes*, *Sturmia scutellata*). Enfin, chez les espèces qui produisent le moins de germes, il a une longueur encore plus réduite et ne décrit qu'une ou

(1) Le nombre des œufs qui s'accumulent dans le long utérus incubateur chez ces espèces est très élevé, du même ordre de grandeur que chez l'Oudji, où Sasaki l'estime voisin de 5000.

deux boucles (*Baumhaueria goniæformis*, *Frontina læta*, *Myxexorista pexops*). Les deux types extrêmes sont représentés, FIG. 4*t*, *A* et *B*, d'après des préparations où l'on n'a pas cherché à conserver l'attitude, ni les rapports naturels.

Dans tous les cas, les œufs s'empilent sans ordre dans l'organe incubateur et déterminent sur les parois des bosselures irrégulières. Des contractions locales de la musculature peuvent les chasser de certaines régions et les amonceler dans d'autres, qui se dilatent en simulant des poches, FIG. 4*t*, *B*. L'éperon préspermathécal conserve une largeur plus réduite.

Avant la descente des œufs, l'utérus postérieur est très court relativement à sa longueur subséquente et souvent comme perdu dans un lacis de trachées.

Il existe trois spermathèques, à pédoncule généralement assez long et grêle, à capsule chitineuse d'apparence nue, de forme globuleuse, ovale, biconique ou turbinée, de dimensions relativement très grandes chez quelques espèces (*Cnephalia bisetosa*, *Gonia hebes*, *Gonia sp.*).

Les glandes accessoires sont le plus souvent d'un type court, rattachées à la base des ovaires ou libres.

Il n'existe à l'extrémité de l'oviscapte aucun accessoire qui paraisse indiquer des manœuvres spéciales dans l'acte de la ponte. La plaque sous-génitale est assez grande, cymbiforme, robuste, et dépasse en général les pièces anales qui, au repos, s'appliquent sur elle.

Œuf, FIG. 9-16.

Comme dans le groupe précédent, l'œuf possède une face dorsale convexe et une face ventrale aplatie, raccordées suivant un contour latéral ovale. Il est blanc au moment de la descente des ovarioles, mais devient bicolore durant son lent trajet de haut en bas de l'utérus postérieur, c'est-à-dire durant l'incubation, la face dorsale prenant une teinte brune d'abord, puis noire ou gris ardoisé, tandis que la face inférieure demeure blanchâtre.

Ses dimensions, strictement commandées par le mécanisme d'invasion de l'hôte, sont beaucoup plus petites que dans le groupe I, ainsi qu'il ressort du rapprochement des séries de FIG. 9-16, 1-6, dessinées au même grossissement. La différence devient particulièrement frappante quand on compare entre eux l'œuf d'une très grosse espèce du groupe II, de *Gonia atra*, p. ex., FIG. 13, et celui d'une mouche incomparablement plus petite du

groupe I, telle que *Meigenia floralis*, FIG. 5. Les dimensions absolues que nous avons relevées varient entre 107 µ (*Ceromasia rufipes*) et 408 µ (*Baumhaueria goniæformis*) pour le grand axe, 102 et 238 (mêmes espèces) pour le petit. Les rapports des deux axes sont compris entre 1,27 (*Sturmia*) et 2,1 (*Myxexorista pexops*). Les différences dans ces rapports, d'où résultent des formes plus allongées ou plus orbiculaires, ne nous paraissent pas avoir une grande importance. Celles entre la taille, symbolisées surtout par le grand axe, en ont sans doute davantage, et peuvent servir à distinguer deux sous-groupes : sous-groupe 1, caractérisé par des œufs particulièrement petits (187-270 µ), noirs en dessus au moment de la ponte (la plupart des espèces); sous-groupe 2, caractérisé par des œufs très sensiblement plus grands (323-408 µ), gris ardoisé en dessus au moment de la ponte (*Baumhaueria*, *Myxexorista pexops*, *Frontina læta*). Ces dernières espèces, qui s'isolent ainsi légèrement des autres, sont les moins prolifiques, celles qui ont le moins d'ovarioles et l'utérus postérieur le plus court.

La partie dorsale de la coquille est épaisse, résistante et cassante, très finement et souvent indistinctement polygonée, persillée de petits espaces clairs pertusiformes; elle se raccorde insensiblement en dessous à la partie ventrale. Celle-ci est lisse, collante avant dessiccation, susceptible de se gonfler comme une couche gélatineuse et de déborder l'œuf, FIG. 11, 13; son trait le plus remarquable est qu'elle offre suivant la ligne médiane une région de moindre résistance et très extensible, qui conditionne pour une très grande part le mécanisme de l'éclosion.

L'existence d'un utérus incubateur montre que l'œuf doit séjourner dans les organes maternels jusqu'au moment de l'éclosion.

L'existence d'une coquille épaisse en dessus et collante en dessous indique d'autre part un œuf qui sera déposé sur un support extérieur et y séjournera, exposé à des actions mécaniques, tout comme les œufs à incubation externe du groupe I.

Sort de l'œuf pondu et prise de possession de l'hôte par la larve.

D'après les observations remarquablement précises de SASAKI (86), la femelle de *Ugimyia* (*Crossocosmia*) *sericariæ* colle ses œufs sur la page inférieure des feuilles de mûrier, à l'abri des rayons directs du soleil, qui tueraient rapidement la larve, et des pluies, qui les détacheraient. Les choses peuvent se conserver en l'état un assez long temps. Si la feuille vient à être

mangée par un ver à soie, quelques œufs échappent, grâce à leur petitesse, à l'écrasement par les mandibules et parviennent avec les fragments de feuille dans le médiintestin de la chenille, où leur éclosion a lieu en quelques heures. La petite larve perfore ensuite la paroi intestinale et gagne un des ganglions nerveux, dans lequel elle passera la première période de son existence entomobie.

Nous n'avons pu réunir un matériel suffisant pour suivre pas à pas toute l'histoire biologique et éthologique de nos espèces européennes. Cependant, quelques observations exposées ci-après, qui répètent d'ailleurs pour le fond celles de Townsend (08), ne permettent pas de douter que ces espèces ne parviennent dans le corps de leur hôte par le même procédé que l'Oudji. D'où il ne faut pas conclure néanmoins que toutes les circonstances de détail demeurent invariablement stéréotypées : dans le cas de *Ceromasia* p. ex., l'œuf devant être avalé par une forficule, insecte non phytophage, ne sera pas collé sur une feuille, mais déposé sans doute sur les substances recherchées par l'orthoptère.

Les conditions de l'éclosion demandent à être examinées d'un peu près.

Sasaki se contente de faire remarquer que la coquille éclate suivant un pli longitudinal préexistant sur la face ventrale (région de moindre résistance signalée plus haut) et que la larve sort emprisonnée dans la membrane vitelline, dont elle ne se débarrasse qu'après (1). Ce fait, s'il était normal, constituerait une remarquable divergence par rapport à la généralité des muscides, lesquels abandonnent la membrane vitelline à l'intérieur même de la coquille, ainsi que nous l'avons vu plus haut pour *Meigenia*. Nous sommes porté à croire que Sasaki a décrit des choses vues, mais exceptionnelles. Il arrive souvent, lorsque les œufs dont il s'agit ici sont soumis à une pression ou à un choc, que la coquille se brise sans que l'accident soit nécessairement préjudiciable à la larve et celle-ci alors, toujours incluse dans la membrane vitelline, est libérée passivement.

(1) Dans un travail d'ailleurs très intéressant, qui a eu le mérite de vulgariser en France l'histoire de l'Oudji, Ménégaux (99) parle d'une « vésicule vitelline jaune » dont la larve serait entourée à l'éclosion, et qui serait ensuite rejetée, en même temps que la coquille, avec les excréments de la chenille C'est en réalité de la membrane vitelline, de cette pellicule mince, véritable membrane de l'œuf, différenciée en dehors du vitellus, qu'il est question chez Sasaki.

Nous signalerons encore à cette occasion un autre lapsus par suite duquel M. Ménégaux s'écarte de l'observateur Japonais; c'est quand il dit que la larve, « après un séjour de huit à dix jours dans le tube digestif », perfore la paroi stomacale; Sasaki parle d'un séjour de 1-8 heures seulement et nos observations personnelles sur *Gonia* nous portent à admettre un laps de temps de cette grandeur, entre l'éclosion et le passage dans la cavité générale.

Nous avons observé le phénomène sur des œufs de *Gonia atra* en cherchant à les détacher d'une feuille, après les avoir humectés [1]. Or des éclatements doivent se produire aussi sous les mandibules de la chenille, quelques-uns sans doute avec des conséquences fatales pour la larve, d'autres n'ayant pour effet que de la rendre libre. Et il n'en faut pas davantage pour comprendre qu'il puisse se trouver dans l'intestin, parmi des fragments de feuille avalés par la chenille, des larves déjà hors de la coquille, mais encore emprisonnées dans la membrane vitelline.

En dehors de ces cas, qui doivent être fréquents, mais demeurent accidentels, l'abandon de la coquille ne semble guère avoir lieu sans une intervention active de l'armure buccale, celle-ci devant intéresser avant tout la membrane vitelline. Il est vrai que dans les œufs relativement jeunes, examinés dans l'eau salée, la paroi ventrale se gonfle aisément et laisse filtrer à l'intérieur une quantité considérable de liquide, d'où résulte une pression interne qui la distend et repousse en dehors le contenu propre de l'œuf; les FIG. **14-16** montrent le profil d'un œuf à des degrés divers de cette distension osmotique; mais nous n'avons pas observé le même effet sur des œufs à terme, bien que nous en ayons examiné à plusieurs reprises, et que leur paroi ventrale demeure manifestement la région de moindre résistance par où se fera la sortie. Il est probable que le dernier effet de déchirure ne sera amené que par des efforts actifs de la larve, mise en état d'excitation par le contact des liquides qui viennent la baigner, lorsqu'elle arrive dans l'intestin de l'hôte.

Remarques bibliographiques et critiques, justifications expérimentales.

Jusqu'à la récente publication du travail de TOWNSEND, la bibliographie du groupe qui nous occupe se réduit à celle de l'Oudji.

Cette mouche doit sa première célébrité aux ravages qu'elle fait dans les magnaneries du Japon, en faisant périr une proportion parfois très élevée de vers à soie. Elle fut décrite par CORNALIA (70) dans un travail où l'auteur, partant du fait que la femelle est dépourvue d'oviscapte perforant,

(1) Ce même phénomène s'est certainement produit entre les mains de TOWNSEND, quand il a déterminé l'écrasement de l'œuf de *Parachaeta sp.* par pression légère du couvre-objet (08, p. 116). L'auteur pense avoir, dans ces conditions, déterminé la sortie de la larve libre, mais sa fig. 30 montre qu'il s'agit simplement de la larve emmaillotée. Le contour de la larve nue ne reproduit plus celui de l'œuf, comme c'est ici le cas, mais celui des larves ordinaires des *Tachinidæ*.

admit comme certain qu'elle doit déposer ses œufs sur le corps de l'hôte (1). Il est assez piquant, après coup, de constater le regret, exprimé à la fin de cette notice, que les Japonais ne sachent pas défendre leurs établissements séricicoles contre un ennemi de cette taille (2).

Un peu plus de 15 ans plus tard, SASAKI (86), reprenant à Tokyo des observations commencées par son père et les étendant beaucoup, répondait à cette petite provocation occidentale en publiant sa belle étude biologique sur *Ugimyia sericariæ*, base indispensable d'une lutte rationnelle contre les ravages de l'espèce.

Nous lui avons déjà emprunté les indications détaillées relatives à la prise de possession de l'hôte. Ajoutons seulement que, tout en présentant la déglutition de l'œuf par le ver à soie comme le processus normal d'infection, SASAKI ne rejette pas absolument l'idée émise par son père, que l'éclosion pourrait aussi avoir lieu à l'extérieur et la petite larve s'introduire par un stigmate de la chenille. Cette vue, déjà émise par DUFOUR à propos d'*Ocyptera* (27), reparaît çà et là dans la littérature, mais n'a jamais été justifiée par l'observation, dans les cas où celle-ci est intervenue.

Les faits singuliers annoncés par le naturaliste japonais causèrent dans le monde entomologique une surprise générale, qui se traduisit par des appréciations de sens divers.

MIK (90), le savant rédacteur de la *Wien. Ent. Zeit.*, ne pouvant croire sans réserve à la mise en œuvre de procédés si différents de ceux des Tachinaires les mieux connus, adoptait l'attitude expectante de RILEY (Insect Life, 1888, V. 1) (3). MUKERIJ, dans un travail cité par MÉNÉGAUX, que nous n'avons pas eu entre les mains, arguait dans le même sens du fait qu'il aurait observé au Bengale d'autres *Ugimyia* n'ayant pas cette manière d'envahir leur hôte. MÉNÉGAUX lui-même admettait dans son travail de révision, que l'Oudji « peut et doit, au moment des élevages, pénétrer dans les magnaneries et probablement déposer ses œufs sur le corps de la chenille », bien que dans certaines conditions encore à déterminer quelques Tachinaires, et parmi eux l'Oudji, puissent pondre sur des feuilles.

(1) Une remarque analogue avait conduit MACQUART (35) d'abord, puis GIRARD (85) à adopter, pour la généralité des Tachinaires, la même conclusion erronée.

(2) « Se i corpuscoli della pebrina, e i vibrioni della flaccideza e le spore del calcino fossero grossi come l'Ugi gli europei se ne sarebbero gia liberati », op. cit., p. 226.

(3) A cette même occasion, MIK critiquait justement la description originale de CORNALIA et établissait pour l'espèce le genre nouveau *Crossocosmia*, tout en reconnaissant qu'elle a les caractères du genre *Sturmia* R. D.

Cependant Meinert (90) avait accepté résolument les faits annoncés par Sasaki et même, avec une sûreté de coup d'œil que peut seule donner une longue pratique de l'observation de la nature, émis l'idée que d'autres chenilles sont probablement infectées par la même voie que le ver à soie du Japon.

Ces prévisions, qui pouvaient paraître hardies, se trouvent pleinement justifiées par les faits.

Guidé par certains indices dont on peut voir le détail dans son intéressant travail, et frappé en particulier de la ressemblance des œufs qu'il trouvait dans les femelles de *Blepharipa* (*Sturmia*) *scutellata*, *Pales pavida*, *Zenillia* (*Myxexorista*) *libatrix*, avec les œufs de l'Oudji, Townsend (08) a soupçonné que les larves de toutes ces espèces devaient s'installer chez leur hôte par un même procédé et il est parvenu à faire la preuve expérimentale de cette supposition en faisant manger à une chenille des œufs utérins de *Pales*, et en constatant, 9 jours après, qu'elle renfermait au milieu de ses lobes adipeux un jeune *maggot*.

A peu près à la même époque et sans connaître ces expériences — nos observations ont été faites à Sarria, au printemps de 1907, — nous faisions de notre côté, sur des œufs utérins de *Gonia atra*, quelques essais qui confirment et étendent les résultats de l'observateur américain.

Un tronçon d'utérus postérieur bourré d'œufs à terme fut dilacéré dans une goutte d'eau salée sur un bouton frais de *Calendula arvensis*, où les œufs se collèrent, et le tout fut mangé par une robuste chenille de Noctuelle, qui avait été préparée par un jeûne de 24 heures. Dès le lendemain, cette chenille se montra inquiète; les jours suivants, elle refusa les feuilles fraîches de *Calendula* et se vida. Ouverte après quatre jours, elle fut trouvée porteuse de 50 petites larves environ, dont le plus grand nombre s'étaient logées dans les organes nerveux, quelques-unes s'étant simplement blotties dans l'épaisseur d'un lobe adipeux, FIG. 53, 88.

Cinq jours après leur extraction du corps de la mère, les œufs qui restaient disponibles contenaient encore une larve en bon état, bien qu'ils eussent été abandonnés sans précaution à l'air libre, dans le verre de montre où la dissection avait été faite. Ils furent humectés d'eau salée, décollés et disséminés au nombre d'une centaine sur un fragment de feuille de chêne qui fut mangé par une grande chenille de Bombycide indéterminé. Celle-ci présenta dès le lendemain et les jours suivants les signes de malaise déjà observés chez la Noctuelle, mais ne fut sacrifiée que neuf jours après, quand elle

en fut venue à se tenir immobile et rétractée, bien qu'elle réagit encore faiblement aux excitations. On put constater : 1° qu'elle hébergeait un nombre de larves correspondant à peu près à la moitié des œufs ingérés; 2° que tous les ganglions étaient abondamment parasités, le cerveau logeant à lui seul 18-20 larves; 3° que quelques larves étaient libres dans la cavité générale, soit qu'elles eussent déjà abandonné leur lieu de première installation, soit qu'elles n'eussent pu trouver place dans un organe nerveux.

D'autres œufs furent déposés sur un peu de râpure de pomme de terre et présentés par petits groupes à dix forficules affamées qui en avalèrent, mais sans s'infecter, probablement parce qu'elles les écrasaient sous leurs mandibules.

Bien que cette série d'expériences ait été sérieusement contrecarrée par le manque de chenilles et surtout par la fausse présomption que les œufs avaient dû souffrir de leur extraction avant terme et de leur séjour alternatif dans l'eau physiologique et à l'air sec, quelques faits s'en dégagent nettement :

1° Le sort de l'œuf et la prise de possession de l'hôte par la larve de *Gonia atra* sont conformes aux découvertes faites sur l'Oudji par SASAKI ;

2° Les jeunes larves se maintiennent vivantes dans la coquille durant plusieurs jours, non seulement chez les œufs pondus, mais encore dans ceux extraits des organes maternels et ayant séjourné quelque temps dans l'eau salée ;

3° Le parasite peut s'installer chez une autre espèce que son hôte ordinaire, pourvu qu'elle lui soit organiquement comparable (substitution d'une chenille de Noctuelle ou de Bombycide à l'hôte inconnu de *Gonia atra*), mais non chez une espèce d'un type très différent (substitution infructueuse des forficules).

Le processus de parasitation une fois mis hors de doute, il est impossible de ne pas reconnaître que les caractères ci-dessus attribués aux œufs, et à l'appareil femelle en général, sont en relation étroite avec lui et peuvent suffire pour classer l'espèce.

Ce processus offre des avantages incontestables : la larve n'a pas à triompher par elle-même de résistances aussi considérables que dans le groupe précédent et peut naître plus chétive, sans que son développement ultérieur en soit compromis, surtout grâce à la précaution quelque peu raffinée d'adopter temporairement dans l'organisme nourricier une place particulièrement favorable.

Il présente aussi des désavantages qui sembleraient menacer sérieusement la conservation de l'espèce, s'il n'y était pourvu par d'admirables conditions compensatrices. Un grand nombre de larves ne peuvent parvenir à bien, parce que les œufs ne sont pas ingérés ou ne sont pas ingérés à temps par l'hôte approprié. D'autres doivent périr écrasées sous les mandibules. D'autres périssent par un excès apparent de bonne fortune, pour être parvenues en trop grand nombre à s'installer, ce qui amène à la fois la mort de l'hôte et des parasites, comme dans nos expériences. D'autres encore, ces divers filtres franchis, périssent victimes de la concurrence vitale, ainsi que nous aurons à le dire plus loin. Mais précisément le nombre global des germes est tellement élevé, dans ce groupe d'espèces, que toutes ces causes de limitation ne sont pas de trop pour les maintenir dans de justes bornes [1].

Groupe III. Espèces expulsant des larves grandes et robustes, rappelant les asticots créophages ordinaires.

Nous nous bornerons, au sujet de ce groupe, à quelques remarques.

On peut le considérer comme constitué fondamentalement par les sous-familles des *Miltogramminæ* et des *Sarcophaginæ*, qui montrent une grande ressemblance de conformation anatomique et dont un bon nombre de représentants se comportent d'ailleurs comme des entomobies décidés, parasitant surtout les orthoptères (*Sarcophaga*), les larves de mellifères, ou des insectes divers immobilisés et emmagasinés dans leurs nids par les guèpes prédatrices (*Miltogramminæ*).

L'œuf et l'appareil femelle des *Sarcophaga*, notamment leur utérus postérieur court, mais dilaté en une vaste poche incubatrice géminée, ont été décrits et figurés à plusieurs reprises, p. ex. par Dufour (51) et récemment par Holmgren (04). Nous les avons trouvés du même type chez les autres *Sarcophaginæ* (*Agria hungarica* B.B., *Nyctia halterata* Panz.) et chez les *Miltogramminæ* (*Macronychia agrestis* Fall., *Metopia leucocephala* Rossi, *Miltogramma Germari* Meig., *Paramacronychia flavipalpis* Gir-

(1) Townsend (op. cit., p. 116) fait très justement remarquer que les larves de ce groupe sont hautement spécialisées en vue de leur mode d'installation chez l'hôte. A la vérité, il attribue à ces larves des formes générales et un contour qui sont en réalité ceux de la membrane vitelline et nous ne pensons pas que les accidents cuticulaires, spinules ou squelette pharyngien, s'éloignent beaucoup, chez elles, des formes que l'on observe habituellement, p. ex. chez les larves du groupe I; mais il est incontestable qu'une surabondance de réserves nutritives non utilisées dans le développement embryonnaire suffit temporairement au métabolisme.

SCHNER, *Sphecapata conica* FALL., B.B., *Winnertzia devia* MEIG.) que nous avons disséqués.

Les larves éclosent dans l'utérus. Elles sont modérément nombreuses, mais toujours relativement grandes, robustes et pourvues d'une forte armure buccale (¹).

Plusieurs observateurs se sont appliqués à saisir sur le fait l'installation des *Sarcophaga* parasites dans leur hôte, sans arriver à des résultats tout à fait concordants.

KÜNCKEL (94) décrit en ces termes la parasitation de *Stauronotus maroccanus* : « Armé de patience, on peut parfois surprendre une femelle (de *Sarcophaga*) introduisant son oviducte recourbé entre les pièces anales de la victime qu'elle a choisie pour y déposer une petite larve, ceinturée de plusieurs rangs de spinules, qui saura s'ouvrir une voie pour pénétrer dans le corps de l'insecte... »

HUNTER (98), voyant auprès de *Melanoplus* en train de muer des Sarcophagiens qui semblaient les guetter, suppose que c'était dans l'intention de coller leurs œufs sur le tégument mou de l'orthoptère — l'auteur semble perdre de vue que ces mouches sont larvipares —.

Dans un travail récent très riche de documents positifs, LAHILLE (08) serre probablement de plus près la vérité. Il constate d'une part que les plus jeunes larves de *Sarcophaga* trouvées dans les dissections des criquets (²) sont situées très en avant, dans l'abdomen; d'autre part, dans un cas de parasitation expérimentale, qu'il a réussi en maintenant la mouche au voisinage de l'orthoptère, il a pu voir que les larves avaient été reçues sur les ailes et le thorax, et que quelques-unes s'introduisaient par la région axillaire de la seconde paire d'ailes. En face de ces faits, il ne croit pas que l'introduction ait lieu par l'anus.

Nous ne pouvons ajouter aucune observation personnelle.

Le trait qu'il convient de souligner, dans ce groupe parasitique tel qu'il nous est connu pour le moment, c'est l'absence d'une adaptation morphologique externe en vue de la prise de possession de l'hôte. Il semble que ces larves, appelées à s'introduire de vive force dans un hôte vivant, soient simplement armées comme leurs congénères qui s'installent dans un cadavre.

(¹) Dans une intéressante notice parue l'an dernier, CHOLODKOWSKY (08) étudie les rapports des œufs avec la paroi utérine et cherche à définir la part qui peut revenir à l'organe maternel dans la nutrition de l'embryon. Comme cette question intéresse à peu près au même titre l'ensemble des espèces larvipares ou ovilarvipares, nous aurons l'occasion de nous en occuper un peu plus loin.

(²) Il s'agit de *Schistocerca paranensis* parasité par *Sarcophaga Acridiorum* WEYENB.

Il n'en faudrait pas conclure que la vie en parasite, dans un organisme qui doit être exploité méthodiquement et au sein duquel les conditions sont si particulières, ne réclame pas une adaptation interne et biologique. Il résulte des observations de LAHILLE que de jeunes larves de *Sarcophaga* extraites à terme de l'organisme maternel ne se laissent pas élever sur des substances animales, ou même sur les tissus frais d'un criquet ouvert, tandis que celles extraites de leur hôte en acceptent volontiers un autre. L'adaptation parasitaire existe; elle est toutefois moins stricte que dans les autres groupes, comme nous aurons occasion de le constater en parlant du régime entomobie.

Groupe IV. Espèces disséminant sur le passage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Chrysosoma auratum FALL.	Les hôtes connus sont des chenilles, principalement des Noctuelles.
Cyphocera ruficornis MACQ.	
Echinomyia fera L.	
» *grossa* L.	
Erigone consobrina MEIG.	
Eudora magnicornis ZETT. (¹)	
Fabricia ferox PANZ.	
Fausta nemorum MEIG.	
» *radicum* (F.) B.B.	
Micropalpus comptus FALL.	
» *frater* RND.	
» *hæmorrhoïdalis* FALL. (= *pictus* MEIG.).	
» *pudicus* RND.	
» *vulpinus* FALL.	
Panzeria rudis FALL. (= *strenua* MEIG.).	
Pelleteria prompta MEIG. (= *tessellata* MEIG.).	
Platychira pupparum FALL	
Servillia ursina MEIG.	

Si l'on ajoute à cette liste les espèces que TOWNSEND (08) associe avec *Eudora* (*Eupelleteria*) *magnicornis* dans sa division 5, on peut évaluer à 30

(¹) Espèce étudiée aussi par TOWNSEND (08) et sur laquelle il a découvert le caractère fondamental du groupe.

environ le nombre des représentants actuellement connus de ce groupe. Ce sont, pour la plupart, de très grosses mouches étroitement apparentées et d'un type parasitique très uniforme.

Appareil femelle, FIG. 5 *t*, 6 *t*.

Les espèces sont remarquablement prolifiques. Les ovaires constituent, à l'éclosion, deux masses volumineuses et arrondies, presque isodiamétrales, qui s'atténuent ensuite très sensiblement du côté de la trompe, tandis que les œufs descendent dans l'appareil d'incubation.

Le nombre des ovarioles est généralement très élevé; il dépasse 140 chez *E. fera*, 100 chez *Micr. vulpinus*. Leur richesse en chambres ovocytaires répond à leur nombre, la prolificité de l'espèce s'exprimant en même temps par les deux caractères; on en compte une douzaine, en plus de la chambre terminale, chez *E. fera* et seulement huit chez *Micropalpus comptus*, qui n'a guère que 90 ovarioles.

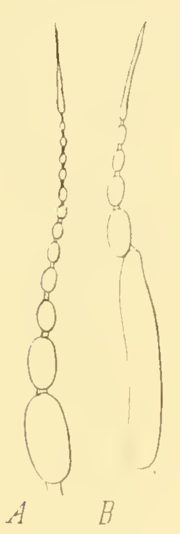
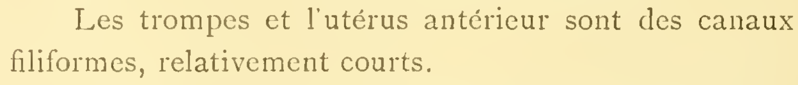


FIG. 5 *t*. Ovariole dans le groupe d'*Echin. fera*: — *A*, après l'éclosion (*Echin. fera*); — *B*, quelques jours après l'éclosion (*Micropalpus comptus*). Gr. : 45.

Dans la plupart, sinon dans toutes les espèces, le développement des chambres est régulièrement progressif, à partir de la chambre terminale, et on ne trouve en même temps qu'un ovocyte développé dans chaque ovariole, FIG. 5 *t*. Les chambres, souvent, sont assez espacées entre elles, le passage de l'une à l'autre se faisant par un mince cordon, sorte de gaîne à éléments anatomiques peu distincts. Les calicules qui supportent individuellement les ovarioles confluent successivement entre eux, pour constituer définitivement la trompe. Ils deviennent plus distincts après la descente des œufs, grâce surtout à la présence de restes dégénératifs comparables à des *corps jaunes*, et formant un ensemble conique qui donne à l'ovaire, alors très réduit, un aspect particulier.



Les trompes et l'utérus antérieur sont des canaux filiformes, relativement courts.

Il existe trois spermathèques de forme et de dimensions communes, d'apparence nue, assez courtement pédicellées (1).

---

(1) Selon DUFOUR (44), elles seraient sessiles au sommet d'un col commun très court, chez *E. grossa*. Nous n'avons pu, faute de matériel, contrôler ce détail, qui serait assez exceptionnel.

Les glandes accessoires sont constituées par deux cœcums libres, courts et courtement pédicellés (*E. fera*, *Fausta nemorum*, *Pelleteria prompta*).

L'utérus postérieur, la partie la plus caractéristique de l'appareil, débute en avant du débouché de l'utérus antérieur par un éperon mince très marqué, et se dilate ensuite en un appareil d'incubation intestiniforme qui peut être très long et très gros [1].

Les dimensions et la disposition générale de cet appareil diffèrent considérablement suivant son état de vacuité ou de réplétion. Avant la descente des œufs il est court, très ramassé et comme perdu dans un fouillis de trachées. A mesure que les œufs s'y emmagasinent et le distendent, il grossit et s'allonge en se roulant suivant une hélice plate dont le milieu correspond à son extrémité proximale, FIG. 6*t*, *A*. Cette hélice est située dorsalement. Son dernier tour se rectifie et descend ventralement au-dessus de la poche rectale. Le nombre des tours est très variable suivant les espèces, les individus et la période de gestation. Nous en avons rencontré jusqu'à 4 1/2 chez *E. grossa*.

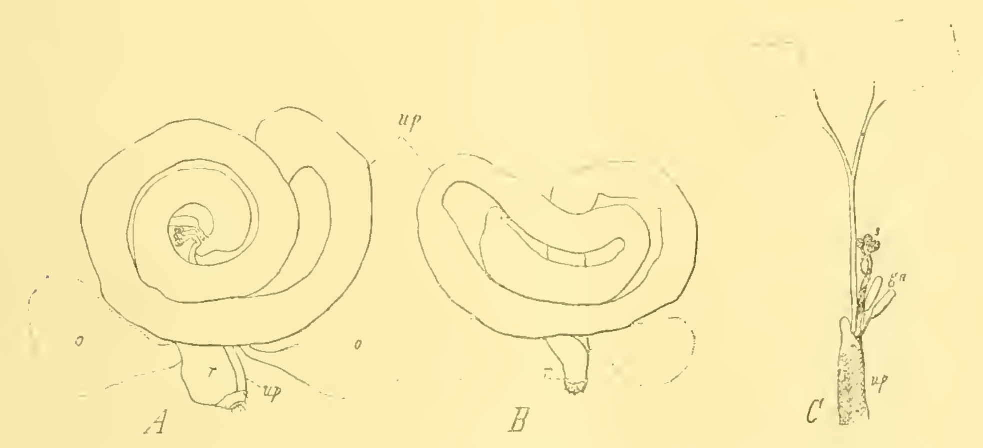


FIG. 6*t*. Appareil femelle dans le groupe d'*Ech. fera*, à l'état de gravidité : — *A*, *Ech. fera*, l'appareil vu dorsalement dans sa disposition à peu près naturelle, mais l'un des ovaires, ordinairement caché, ramené en arrière; — *B*, *Micr. comptus*, mêmes conditions; — *C*, même espèce, partie supérieure de l'appareil développé, avec un tronçon d'utérus postérieur montrant la disposition des œufs. Gr. : 8.

Même légende que FIG. 2*t*.

Leur régularité varie également. Très grande chez le plus grand nombre d'espèces, elle est bientôt troublée chez d'autres aussitôt que la spirale est un peu large, FIG. 6*t*, *B* (*Chrysosoma auratum*, *Micropalpus comptus*,

[1] DUFOUR (44) ne tient pas compte de l'éperon; pour lui, le « réservoir ovo-larvigère suit immédiatement l'oviducte ». HOLMGREN (04) parle de même.

frater, *pudicus*). Chez toutes, elle disparaît plus ou moins complètement à l'époque où les larves sont expulsées ([1]).

La disposition en spirale, que nous retrouverons dans un groupe tout différent de celui-ci, paraît conditionnée à la fois par des circonstances intrinsèques, telles qu'une inégale extensibilité des deux côtés opposés de la paroi utérine, et par des circonstances extrinsèques à l'utérus lui-même. Il faut surtout compter parmi celles-ci de très nombreuses brides trachéennes disposées en éventail, dont la disposition rappelle tout à fait celle des vaisseaux sanguins du mésentère, chez un vertébré.

Les œufs, dans l'utérus gravide, sont disposés avec une admirable régularité, transversalement et en formant des couches juxtaposées, dont le nombre varie beaucoup suivant les espèces (5 chez *Fausta nemorum*, 15 chez *Ech. grossa*), suivant les individus et même suivant les régions. Ils sont orientés uniformément, les micropyles du même côté et la face ventrale contre la face dorsale de l'œuf précédent. Les contractions musculaires qui déterminent la progression se répètent donc avec une périodicité régulière, sans que l'œuf tourne sur lui-même.

Il est à peine besoin de remarquer que, par suite de la forme allongée des œufs et de leur superposition en séries régulières, l'utérus gravide prend la forme d'un conduit à section rectangulaire et non circulaire. Chez les espèces les plus prolifiques, ce conduit devient un ruban large et épais, où les œufs sont placés perpendiculairement aux plats (*E. grossa*).

Il n'existe, autour de l'orifice externe, aucune pièce chitineuse saillante et la plaque sous-génitale est très petite.

Remarques historiques et bibliographiques. — L'organe incubateur qui vient d'être décrit est trop remarquable pour n'avoir point frappé de bonne heure les entomotomistes. Il a été décrit successivement par Réaumur (1738) d'après une espèce insuffisamment définie, mais sûrement du genre actuel *Echinomyia*; par Siebold un siècle plus tard (38) d'après *Ech. fera*, *Micr. hæmorrhoïdalis*, *M. vulpinus*, *Pell. tessellata* (= *prompta*); par Dufour (51) d'après *E. grossa*, *E. rubescens*. La figure de Dufour relative à l'appareil femelle d'*E. grossa* a été plusieurs fois reproduite et Marchand (96) a repris la description d'*E. fera*, en l'éclairant d'un bon dessin.

Réaumur est tombé à cette occasion dans un manque d'exactitude, en attribuant le même organe à d'autres espèces vivipares (*Sarcophaga*) qui en

([1]) Cette remarque a été faite déjà par Siebold (38).

ont un différent, et dans une erreur d'interprétation, en l'homologuant à l'ovaire des mouches ovipares. On lui a souvent reproché l'un et l'autre [1].

SIEBOLD a eu le mérite de préciser les caractères et de définir la signification de l'organe. Ce n'est qu'un vagin démesurément allongé. Comment le sperme peut-il être transporté d'un bout à l'autre de ce conduit, jusqu'aux spermathèques qui en occupent le bout proximal? Les mâles des espèces dont il s'agit ne lui ayant montré aucun dispositif particulier, SIEBOLD pense que les spermies exécutent ce long trajet en vertu de leurs déplacements propres, ou sous l'influence du péristaltisme des parois. Le problème, d'ailleurs, ne semble pas avoir été autrement étudié depuis. Disons tout de suite que la solution n'en serait difficile que si l'on supposait avec SIEBOLD que l'utérus non-gravide possède la forme et les dimensions de l'utérus bourré d'œufs. En réalité il est très court, tant que les œufs n'y sont pas descendus et c'est seulement alors que l'accouplement a lieu.

DUFOUR a donné à l'organe d'incubation le nom de « réservoir ovo-larvigère » et attiré l'attention sur ce fait que, chez *Ech. grossa*, les œufs y sont « fixés par un bout aux parois du boyau » (op. cit., fig. 100, A). Il s'agit là d'un détail plus ou moins facile à observer suivant les espèces, et suivant l'état de développement des embryons : nous ne l'avons pas constaté chez les œufs jeunes, encore tout blancs, qui deviennent aisément libres dans le liquide de dissection; il peut, au contraire, devenir très net lorsque la larve est déjà formée et respire activement. Sans rejeter absolument l'explication de DUFOUR, qui attribue le phénomène à un véritable collage opéré par la sécrétion des glandes accessoires, nous devons faire observer qu'elle ne rend pas compte de sa localisation à l'un des pôles. Nous penserions volontiers que l'adhérence tient avant tout à une poussée de la jeune larve, tendant à appliquer ses stigmates postérieurs contre la paroi de l'utérus. C'est là que se trouve la provision d'air, distribuée par la riche arborisation trachéenne dont il a été parlé, et l'observation directe montre que la coquille est assez souple, dans les espèces dont il s'agit, pour se prêter à de tels mouvements. Sous l'effort continu de la poussée, tout le pôle stig-

---

(1) SIEBOLD (38) pense que l'erreur est surtout le fait des auteurs qui auraient reproduit, sans les comprendre suffisamment, les assertions de RÉAUMUR; que l'expression de « matrice de la mouche » dont l'illustre auteur s'est servi, n'est pas inexacte au fond et ne le devient que si on la fait synonyme d'ovaire. Or, telle est bien en réalité l'idee de RÉAUMUR : « ce que sont à la mouche ovipare les ovaires ou les paquets de vaisseaux dans lesquels les œufs sont contenus, ce cordon (contourné en spirale) l'est à la mouche vivipare... il est la matrice de la mouche... » [op. cit., t. IV, p. 414].

matique ne peut que s'imprimer mécaniquement dans la mince couche que constituent les cellules épithéliales, à cette époque très modifiées et très aplaties ([1]).

L'œuf, FIG. 17-20.

L'œuf est remarquablement allongé, étroit, à profil souvent un peu flexueux, ou simplement arqué. Presque aussi long que dans le groupe I (935-445 μ dans les espèces étudiées), il est aussi étroit ou plus étroit que dans le groupe II (238-102 μ). Le rapport de ses deux axes ne descend pas au-dessous de 3,80 (*Fausta radicum*) et s'élève à 5,70 (*Chrysosoma auratum*).

Il n'existe pas de face d'assiette, la section transversale étant partout circulaire. Le plus souvent le côté dorsal est sensiblement concave, le côté ventral convexe. Le bout postérieur est toujours arrondi et assez souvent un peu atténué; l'antérieur est tronqué droit, ou obliquement, la troncature portant le micropyle.

La coquille est partout mince et jouit d'une certaine extensibilité qui lui permet de céder, en s'agrandissant, à la pression due à la croissance ou aux contorsions de la jeune larve; c'est ce que montrent nettement les profils comparatifs de l'œuf utérin d'une même espèce à deux âges différents, FIG. 17, A et B. A un grossissement et dans un milieu d'observation convenables, on constate généralement l'existence du fin pointillé et du polygonage ordinaires, ce dernier étant plus ou moins distinct suivant les espèces.

Le micropyle, constitué par un simple puits dont les bords se relèvent légèrement et portent de petits accidents mal définis, est fermé par un conducteur micropylaire en forme de bouchon peu régulier.

Il existe un *appareil pneumatique* difficile ou même impossible à distinguer sur l'œuf jeune, mais qui apparait avec une grande netteté dès qu'il

([1]) Dans son étude sur les insectes vivipares, HOLMGREN (04) rapporte les divers travaux que nous venons de mentionner et à cette occasion attribue à DUFOUR l'idée que les ovaires d'*Echinomyia* seraient des « ovariæ spirales (sic) » en forme de plateau. Le dernier point est bibliographiquement exact bien que peu conforme à la réalité objective, car les ovaires dont il s'agit sont du type fasciculé et forment un tout globuleux ou obconique. Par contre, nous n'avons pu retrouver le premier, même équivalemment, dans le texte de DUFOUR Cet auteur dit bien que « les séries extérieures (de gaînes ovigères) sont les premières fécondées — plusieurs, au temps de DUFOUR, croyaient que la fécondation avait lieu dans les gaînes — et les plus grosses » (op cit., p. 101), mais cela ne peut signifier comme semble avoir lu HOLMGREN, qu'elles soient « in einer Art spiralförmig auf der Scheibe angeordnet » (loc. cit., p. 449).

devient fonctionnel, c'est-à-dire dès que l'embryon respire activement en utilisant l'air gazeux. C'est un ensemble de pertuis punctiformes creusés dans l'épaisseur du chorion, qui se remplissent d'air à cette époque et donnent à la coquille une teinte nacrée par réflexion, noire par transparence. Ces pertuis sont intimement juxtaposés de manière à former des bandes minces qui dessinent un polygonage à grandes mailles, FIG. 17, B, 19, ou à recouvrir uniformément des plages plus ou moins étendues, comme celle qui occupe toute la région postérieure de l'œuf d'*E. fera*, FIG. 19. Dans l'observation sous faibles grossissements et par transparence, la teinte se complique plus ou moins des couleurs irisées des lames minces. A la simple loupe ou à l'œil, on voit en outre, par transparence, la couleur propre de la larve, variable avec le degré de développement et avec les espèces. De là, dans l'utérus pris dans son ensemble, le virage graduel de la teinte jaune, correspondant à l'état non fonctionnel de l'appareil pneumatique, à une teinte successivement plus sombre, pouvant devenir franchement noire lorsque la cuticule de la larve à terme est noire.

Ces aspects variables ont été signalés à peu près par tous les observateurs qui ont décrit l'utérus spiralé des *Echinomyia*, mais personne, à notre connaissance, excepté peut-être LEYDIG, n'a distingué dans le phénomène général la part qui revient au dispositif respiratoire. C'est LEYDIG (67) qui a désigné ce dispositif sous le nom d'*appareil pneumatique* et qui en a donné, d'après *Echinomyia fera*, une très bonne figure. Nous aurons à y revenir dans un mémoire ultérieur.

Eclosion : larviparité ou ovilarviparité? Particularités éthologiques de la prise de possession de l'hôte.

Presque tous les observateurs, de RÉAUMUR à NIELSEN, ont considéré les mouches du groupe des *Echinomyia* comme proprement vivipares et personnellement nous avons trouvé des larves libres à l'extrémité de l'utérus incubateur, dans nombre de dissections [1]. Mais il n'est pas rare, d'autre part, qu'une mouche de ce groupe, saisie entre les doigts ou asphyxiée, ponde

[1] Il ne nous paraît pas que les données bibliographiques sur la viviparité des Tachinaires soient aussi peu catégoriques ni aussi rares que le suppose TOWNSEND (08, p. 101). Sans même revenir sur les travaux très explicites de RÉAUMUR, de v. SIEBOLD, de DUFOUR, que nous avons rappelés dès le début de notre étude, on peut citer encore deux notices relativement récentes qui se signalent déjà, au point de vue dont il s'agit ici, par leur titre, celle de MARCHAND (96) et celle de HOLMGREN (04).

des œufs à terme, d'où la larve sort aussitôt. C'est d'ailleurs ce qui est rapporté par Apetz (49) d'*Ech. grossa* et un curieux détail attribué par Townsend à la jeune larve d'*Eupelleteria magnicornis* nous fait supposer que cet observateur a eu sous les yeux un autre cas du même genre, avec cette seule différence qu'il s'agissait d'une parturition normale; nous reviendrons un peu plus loin sur le détail dont il s'agit. Il n'est pas impossible que les femelles de ces espèces gardent, relativement à la parturition, un certain jeu, mettant bas des larves éclosantes ou déjà écloses, suivant que les circonstances extérieures les incitent un peu plus tôt ou un peu plus tard.

L'éclosion, en tout cas, ne semble préparée par aucune structure particulière. Le chorion et la membrane vitelline éclatent ensemble sous les efforts de la larve et celle-ci se dégage par des mouvements vermiculaires à mesure que la double enveloppe se chiffonne autour d'elle et finit par être rejetée. C'est par la région dorsale thoracique que nous avons vu se produire l'éclatement dans les cas les mieux observés sur porte-objet. Les enveloppes semblent d'ordinaire adhérer mécaniquement à la région des stigmates postérieurs et ne se détachent qu'en dernier lieu, si bien que l'ensemble de la dépouille est abandonné à l'état de cupule chiffonnée (*Pelleteria prompta*).

Il importait tout particulièrement de savoir où la mouche dépose ses larves et le rôle propre de celles-ci dans la prise de possession de l'hôte. Nous devons une réponse précise à cette double question aux recherches méthodiques exécutées au *Gypsy Moth Laboratory* et récemment publiées par Townsend. Elle nous met en présence de singularités biologiques et éthologiques insoupçonnées jusque là et tout à fait caractéristiques, pouvant se résumer pour le fond dans ces deux assertions :

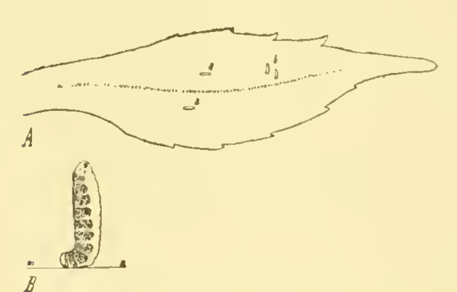


Fig. 7 *t*. Larve I d'*Ech. fera* dans ses attitudes d'affût et d'exploration : — *A*, 4 larves déposées sur une feuille au voisinage d'une chenille de *Plusia aurifera*, 2 couchées, *a*, et deux dressées, *b*, faiblement grossies ; — *B*, une larve plus grossie dressée sur le plan *m n* de la feuille, dans l'attitude d'exploration.

1° La mouche en disposition d'expulser ses larves ne les dépose pas sur l'hôte, bien qu'elle soit excitée par sa présence, mais sur la plante dont il se nourrit, de préférence aux endroits où la chenille a passé, et sur le fil de soie qui marque sa piste pour le retour au nid.

2° La larve peut s'étendre sur son support ou se dresser en exécutant des balancements explorateurs, et s'attache à l'hôte, quand il vient à passer.

Les observations rapportées par Townsend sont relatives à *Eudora (Eupelleteria) magnicornis*. Les faits que nous avons pu constater personnellement sur un assez grand nombre d'autres espèces, aussi bien qu'un ensemble très concordant de circonstances, ne permettent pas de mettre en doute la généralité du processus. La fig. 7*t* ci-contre, qui rappelle d'assez près la fig. 27 du savant américain, mais qui était déjà clichée lorsque nous avons reçu son travail, peut donner une idée de la coïncidence de nos observations.

En attendant le passage de la chenille, le petit ver se tient comme à l'affût, à la même place, durant des journées entières. D'ordinaire immobile et couché, il se dresse de temps en temps sur son train postérieur et imprime à son corps un petit balancement, comme pour explorer l'horizon. Vient on à lui présenter un support quelconque, le bout d'une aiguille à disséquer p. ex., il s'y attache en abandonnant prestement son point d'appui [1] et c'est précisément la même manœuvre qu'il exécute pour se jeter sur l'hôte, si celui-ci vient à passer assez près de lui.

On peut aisément devenir témoin de l'acte en expérimentant, pour plus de sûreté et de rapidité, sur un grand nombre d'individus. Si l'on dilacère à sec sur un support quelconque : porte-objet, feuille fraiche..., le tronçon distal de l'utérus d'une mouche à terme et si l'on dissémine grossièrement les œufs, on trouve, quelques heures après, que les larves sont écloses en grand nombre, et se sont installées, tantôt sur place, le plus souvent à une certaine distance, dans leur attitude d'exploration. Rien n'est curieux comme de les voir alors dressées les unes contre les autres, à la manière d'un velours vivant, s'agiter à la moindre menace qui met leur instinct en éveil [2]. Si l'on pousse sur ce velours une chenille quelconque, ou une larve

---

(1) Apetz (49) avait déjà observé l'aptitude des larves d'*Ech. grossa* à saisir la pointe d'une aiguille.

(2) Il nous est arrivé d'observer le velours de larves dans l'abdomen d'une femelle de *Fausta*, reçue morte de Rambouillet. Les petits vers étaient sortis de l'utérus en le perforant et s'étaient accumulés à la base de l'abdomen, dans le grand espace laissé libre par l'affaissement des trachées vésiculeuses. Il ne sera pas hors de propos de remarquer que les larves des *Sarcophaginæ* peuvent aussi, dans des circonstances analogues, sortir de l'utérus et se répandre dans la cavité abdominale. Réaumur (1738), à qui l'on doit la première observation de ce phénomène, le considère comme normal et disserte assez longuement à son sujet, se demandant comment ces vers, qui « ont pour ainsi dire à naître deux fois », gagnent l'anus, par où il lui paraît certain qu'ils doivent finalement sortir (op. cit., t. IV, p. 422). La vérité est qu'ils périssent, ou s'échappent en pratiquant une déchirure dans la membrane d'union des derniers segments, ainsi que nous l'avons observé sur divers *Sarcophaga*.

de Tenthrédinée, on peut constater, en l'examinant sous la loupe quelques instants après, qu'un grand nombre de petits vers se déplacent sur son corps, avec assez d'agilité, à la recherche d'une place à leur convenance, ou même que quelques-uns se sont déjà arrêtés et attaquent, de leur armure buccale, la cuticule du tégument. La place adoptée pour perforer est quelconque, aussi bien dans ces cas de parasitation expérimentale que dans le cas de chenilles infectées à l'état libre; le parasite entre indifféremment par le cou, le thorax ou l'abdomen.

Nous n'avons pas remarqué davantage que les espèces fussent strictement adaptées à un hôte; nous avons fait parasiter expérimentalement par des *Echinomyia fera*, des *Micropalpus* divers, des hôtes probablement assez différents de leurs hôtes normaux : chenilles de *Phalera*, de Noctuelles diverses, larves de Tenthrédinées. Les chenilles prises à la campagne porteuses de larves venant d'entrer sont de tailles très diverses, et hébergent parfois d'autres parasites de la même espèce entrés depuis longtemps. Tout cela semble indiquer que si la présence d'un hôte approprié peut être considérée comme l'incitant extérieur qui détermine la mouche à expulser ses larves, celles-ci néanmoins se jetteront éventuellement sur la première chenille ou peut-être sur le premier insecte qui viendra à les rencontrer.

Mais cette première manœuvre exécutée, le sort des petites larves n'est pas encore assuré. On en voit qui, après s'être hissées sur une chenille convenable où leurs compagnes s'installent avec empressement, demeurent immobiles, soit que les efforts déjà faits les aient épuisées, soit qu'elles fussent nées trop faibles. On en voit aussi qui s'étaient jetées sur un hôte probablement mal choisi, tel qu'une chenille de *Deilephila Euphorbiæ* à peau très épaisse, et qui s'arrêtent après quelques explorations en tous sens, sans essayer d'en entamer la peau. L'attitude prise par ces faibles ou ces découragées, dans l'un et l'autre cas, est l'attitude d'attente qu'elles avaient tout d'abord sur le support inerte.

Protection de la jeune larve contre les dangers d'une attente pouvant se prolonger.

Le mode de parasitation qui vient d'être décrit présente pour l'espèce des avantages manifestes. Il lui permet notamment d'exploiter comme hôtes des larves plus ou moins lucifuges, qui se tiennent le plus souvent cachées

durant le plein jour, aux heures les plus favorables à l'activité de la mouche. Et on s'explique bien cette particularité éthologique dont on est tout d'abord frappé, que les larves des *Echinomyia* ou des types voisins vivent principalement chez les Noctuelles.

Mais le procédé ne va pas sans de sérieux dangers.

Tout d'abord il condamne la larve nouveau-née à une attente inévitable, avant son installation dans son hôte, à une attente qui pourra se prolonger jusqu'à menacer sa vie par inanition, par dessiccation ou par lésion mécanique.

Contre ces périls ces larves sont si bien armées que nous en avons vu une demeurer vivante durant neuf jours, dans l'attitude d'affût décrite ci-dessus, habituellement couchée à plat ventre, se dressant sur les derniers segments de son corps à l'approche d'un objet quelconque amené près d'elle, puis s'étendant de nouveau, sans se déplacer, durant tout ce temps, de la longueur de son corps.

Il y a là, tout d'abord, une remarquable résistance à la privation d'aliment, rappelant ce que l'on sait de quelques autres larves parasites (1) et qui a sans doute son explication dans la lente utilisation des réserves vitellines résiduelles, non employées durant le développement embryonnaire.

Il faut qu'il y ait en plus une résistance spéciale à la dessiccation et aux collisions mécaniques inévitables dans les conditions où la larve est normalement placée par la mère; cette résistance est admirablement assurée par une différenciation tégumentaire au sujet de laquelle nous croyons devoir entrer dans quelques détails.

On est très frappé, quand on examine une larve de ce groupe à un faible grossissement, des différences qu'elle présente vis-à-vis d'un asticot nouveau-né. Au lieu d'un petit ver blanc simplement ceinturé de spinules, d'un ver fusiforme, s'allongeant ou s'élargissant en donnant à ses organes internes un libre jeu et offrant toujours une silhouette incomparablement plus grande que celle de l'œuf d'où il vient de sortir, on a devant soi un ver plutôt cylindrique, ramassé, à très peu près de même grandeur que la co-

(1) BRAUER (83) a constaté que la larve I d'*Hirmoneura obscura* MEIG. (fam. des *Nemestrinidæ*) vit très longtemps, probablement tout l'hiver, sans prendre aucun aliment, avant de s'introduire dans une larve de *Rhizotrogus*, son hôte normal. Cet observateur rappelle à ce sujet que les jeunes larves de *Mantispa* cherchent d'abord un abri pour y passer l'hiver dans un jeûne prolongé, après lequel elles se mettent en quête d'un sac ovigère de Lycose.

quille, plus ou moins sombre, surtout en dessus, quelquefois noir et offrant au plus une annelation blanche qui correspond aux intersegments [1].

Townsend a justement reconnu que cette teinte, souvent signalée par les observateurs à propos du contenu global de l'utérus spiralé des Tachinaires, mais jamais expliquée, est due à de petits accidents chitineux, qui constituent par leur juxtaposition une sorte de carapace protectrice.

Ces accidents, disposés sous forme de plaques polygonales, ne se juxtaposent et ne constituent un revêtement équivalemment continu que dans l'état de contraction modérée de la musculature tégumentaire et on peut dire qu'ils protègent surtout la larve non repue et semi-rétractée. Partout où ils n'existent pas, ou sont plus rares et plus petits : dessous du corps, intersegments et lignes polygonales circonscrivant les plaques, la cuticule demeure molle et extensible, si bien que lorsque la petite larve commence à se nourrir, elle se distend tout d'abord, puis grandit rapidement, comme ses congénères, les accidents chitineux prenant l'aspect d'ornements cuticulaires disséminés, mais ne formant plus carapace.

La forme de ces accidents, très variable suivant les espèces, est surtout caractérisée sur la face dorsale des segments abdominaux, où ils ont aussi leur plus grand développement; aux extrémités, en dessous et sur les flancs, ils sont moins abondants et se simplifient plus ou moins. On peut, malgré leur diversité, les rattacher à deux types.

Dans le premier il s'agit de squamelles indurées, légèrement surélevées, parfois en chapeau de champignon, s'imbriquant plus ou moins comme des écailles de poisson, ou se présentant, si elles sont moins développées, comme de simples plages sombres bien isolées. Leur bord se montre souvent plus obscur, surtout latéralement et en arrière, ou chargé de nodules, ou denticulé; la ligne médiane longitudinale a de la tendance à se marquer d'une bande également plus obscure, pouvant être ornée de points sombres. Ce type est réalisé chez *Micropalpus comptus*, fig. **23**, *Fausta radicum*, fig. **25**, **25** bis, *Micr. pudicus*, fig. **30** [2]. On peut considérer comme des variantes s'y laissant ramener, d'une part les accidents très pâles et très peu marqués de *Pelleteria prompta*, fig. **24**, de l'autre les plaques polygonales bien isolées en tout sens de *Fausta nemorum*, fig. **29**.

[1] Les caractères dont nous parlons ne sont pas toutefois d'une raideur absolue; il existe des espèces, dans le groupe, où la larve nouveau-née est fusiforme et presque entièrement blanche (*Pelleteria prompta*).

[2] Les plaques chitineuses décrites par Nielsen (09) chez *Steiniella callida* Meig. et représentées dans sa figure 54 sont de ce même type.

Dans un second groupe, la squamelle est remplacée par un semis plus ou moins dense de nodules punctiformes ou un peu allongés, circonscrit par un contour polygonal ou presque orbiculaire : *Echinomyia fera*, FIG. **27**, *Ech. grossa*, *Fabricia ferox*. Chez *Cuphocera ruficornis*, on trouve des plaques sombres entourées, surtout sur les côtés et en arrière, d'une rangée de nodules punctiformes faisant le passage au type précédent.

Une question histogénétiquement intéressante serait celle de savoir comment se relationnent les accidents cuticulaires avec les cellules sous-jacentes et par suite quelle idée on peut se faire de leur genèse. Les données recueillies dans cette direction ne sont pas nombreuses. Nous avons remarqué toutefois que si une plaque peut correspondre assez exactement à une cellule, il y a des cas où il faut manifestement l'attribuer à plusieurs, de même que l'on doit inversement, dans d'autres cas, rapporter à une cellule unique des ensembles cuticulaires multiples, comme les plaques dentées. On a toujours affaire à des localisations, en étendue et en qualité, du travail chitinogène, mais les zones actives peuvent appartenir à une même cellule et produire un ensemble complexe, ou appartenir à plusieurs cellules associées harmoniquement et produire un tout unique d'apparence homogène.

Protection de l'espèce contre les dangers inhérents au procédé de prise de possession de l'hôte.

Il se peut qu'un hôte approprié ne se présente pas en réalité au voisinage immédiat de la petite larve, ou ne se présente que lorsqu'elle est trop épuisée pour entreprendre avec succès les manœuvres laborieuses de la prise de possession. Contre ce danger, l'espèce seule est armée efficacement par la nature et c'est précisément là la raison d'être de son exceptionnelle fécondité.

Réaumur (1738) avait été très frappé de ce double fait que d'une part les mouches dont il s'agit produisent un nombre prodigieux de vers (¹), et que, d'autre part, elles ne sont pas plus communes que d'autres, dont les ovaires ne contiennent que deux œufs (²). Pour l'expliquer, il supposait que „ les vers des premières ont été destinés apparemment à nourrir d'autres insectes auxquels il en échappe très peu " (*op. cit.*, t. IV, p. 417).

(¹) La femelle d'*Echinomyia* qu'il a disséquée en produisait 20000, d'après ses calculs, et Siebold (38) pense que ce chiffre ne doit pas être très exagéré.

(²) Il s'agit peut-être d'un *Mesembrina*.

Il nous paraît plausible que le maintien de ces espèces dans de justes bornes tient avant tout à ce qu'un petit nombre seulement des larves disséminées par la mère arrive à s'installer chez un hôte approprié, et qu'un plus petit nombre franchit avec bonheur les étapes périlleuses ultérieures.

C'est une loi biologique très facile à dégager du rapprochement des groupes parasitiques déjà étudiés, que plus abondent les probabilités de vie et les soins donnés individuellement par la mère, plus le nombre global des germes est réduit. Dans le groupe I, où l'avenir de l'œuf est en quelque sorte assuré par son collage sur un hôte dûment choisi, les espèces sont peu prolifiques. Elles le sont prodigieusement dans les groupes II et IV où les larves sont semées loin de leurs hôtes et condamnées à affronter, passivement ou activement, des dangers auxquels quelques-unes seulement peuvent échapper.

Des dangers précoces, liés aussi, semble-t-il, à l'abondance des germes et contribuant à leur élimination partielle, les saisissent soit dans les ovarioles, où des chambres dégénèrent parfois en grand nombre [1], soit dans l'organe incubateur, où l'on voit fréquemment des œufs tout blancs, parmi les autres où la larve est déjà reconnaissable. Ce sont là sans doute des effets d'une nutrition insuffisante, liée elle-même au grand nombre. S'ils ne vont pas jusqu'à arrêter complètement le développement de l'œuf dans les organes maternels, on conçoit néanmoins qu'ils puissent se manifester après l'éclosion par cette faiblesse congénitale constatée un peu plus haut, qui rend la larve incapable de s'introduire chez son hôte, même quand il se présente à elle.

Sur quelques divergences entre les données de la littérature et nos résultats.

I. Bien que nous ayons pu confirmer en général les très intéressantes conclusions publiées par Townsend d'après *Eup. magnicornis* (08), nous devons y signaler quelques points de détail où la coïncidence avec celles que nous a fournies *Ech. fera*, notamment, n'est pas complète.

D'après l'observateur américain, la jeune larve de *magnicornis* est solidement attachée sur son support par l'intermédiaire d'une cupule membra-

[1] La dégénérescence retentit fréquemment sur le follicule. C'est à un cas de ce genre que se rapportent les cellules épithéliales reproduites, FIG. 31.

neuse où son extrémité postérieure demeure engagée. Elle reste ainsi assujettie jusqu'au moment où une chenille venant à passer elle se dégage en abandonnant son support.

Au sujet de cette espèce de coupe, sur la nature de laquelle l'auteur ne s'explique pas, remarquons avant tout que c'est, suivant toute vraisemblance, la double enveloppe chiffonnée, signalée un peu plus haut en parlant de l'éclosion, savoir le chorion et la membrane vitelline. Sa présence dans les conditions décrites prouve que la larve a été expulsée non éclose ou incomplètement éclose et que l'on a affaire à un cas d'ovilarviparité. Les cas de ce genre peuvent être fréquents. Il n'est pas d'ailleurs impossible que la dépouille chiffonnée soit rendue adhésive par la gouttelette de liquide exuvial dont nous avons constaté l'existence dans l'éclosion de *Meigenia*. Mais ni la présence de cette dépouille à la partie postérieure des larves en attitude d'affût, ni l'adhérence de ces larves sur leur support ne sont la règle ; ce sont les larves elles-mêmes qui se tiennent en place ou qui changent à leur gré de station, comme il ressort des expériences rapportées plus haut.

Nous n'avons jamais observé que les larves fussent déposées sur le fil de soie laissé par une chenille et nous serions porté à considérer cette circonstance comme secondaire dans le processus, au moins pour nombre d'espèces. Bien plus, d'après certains indices qui ne paraissent pas dépourvus de valeur, c'est quelquefois sur un support quelconque et non pas nécessairement sur les parties vertes d'une plante que les larves seraient disséminées au voisinage de l'hôte [1].

II. Un désaccord plus profond nous sépare de MARCHAND (96) et de NIELSEN (09), qui admettent la dissémination directe des larves sur le corps de l'hôte, le premier pour *Echinomyia fera*, le second pour *Panzeria rudis*.

Que la dissémination au voisinage de l'hôte soit le processus employé typiquement et régulièrement par *E. fera*, on ne peut plus, croyons-nous, le mettre en doute et bien que *Panzeria* nous soit personnellement moins connu, on peut affirmer que les caractères propres du groupe y sont trop

[1] Une femelle d'*Ech. fera*, capturée le 22 octobre 1906 et mise à cohabiter avec des chenilles de *Plusia aurifera*, ne commença à déposer des larves *retrouvées* que le 3 novembre, ce qui permet de supposer avec assez de vraisemblance que ces larves étaient les premières de la portée. Or, cette mouche mourut 10 jours après, l'utérus incubateur presque entièrement vidé, sans qu'on ait pu retrouver dans l'intervalle, malgré une exploration attentive des feuilles et des chenilles, plus d'une vingtaine de larves. Il semble donc que la très grande majorité de la portée globale, peut-être plus d'un millier de vers, aient été simplement disséminés sur les parois ou le sol de la cage, où il aurait été d'ailleurs très difficile de les remarquer.

nettement réalisés, chez l'œuf comme chez la larve, pour ne pas rendre très improbable un autre mode de parasitation.

La seule question qui pourrait peut-être encore se discuter serait celle de savoir si le processus typique peut souffrir quelques exceptions ; si la mouche peut, à la vue d'une chenille, être incitée à disséminer ses larves non seulement dans son voisinage, mais aussi, accidentellement, sur elle : les faits ne semblent pas exiger qu'on le nie absolument.

Mais ce n'est pas de cas exceptionnels que parle Marchand. Cet observateur a vu sous la loupe la mouche, posée sur une chenille de *Pieris*, allonger son tube ovipositeur et le manœuvrer en cherchant un stigmate ; il a vu onze chenilles visitées de cette même façon en moins de cinq minutes et, la dernière chenille examinée, il y a trouvé une larve à l'ouverture du VII[e] stigmate, qui s'apprêtait à disparaître dans la chenille, d'où il conclut en généralisant :

« La femelle de l'*E. f.* ne livre donc pas ses larves au hasard, en les déposant sur le corps de ses victimes, mais bien à l'ouverture des canaux trachéens, et ne les abandonne que lorsqu'elles sont en partie introduites dans les chenilles nourrices.... Insuffisamment armée pour percer la peau chitineuse de la chenille, elle peut, au contraire, déchirer facilement les fines trachées dans lesquelles elle s'introduit, et se repaître à son aise ». (Op. cit., p. 133.)

Nous regrettons sincèrement la position qui nous est faite par des affirmations si précises, mais nous ne croyons pas qu'il soit possible aujourd'hui de les accepter sans les restrictions les plus formelles. Il n'est pas possible d'admettre que la larve de cette mouche soit astreinte à pénétrer par un stigmate, quand on trouve par centaines, sur des chenilles de *Brotolomia meticulosa* (¹), p. ex., des cas de perforation par un point quelconque du tégument et que l'on peut contrôler la parfaite intégrité de tous les stigmates. Marchand est le premier, à notre connaissance, qui ait cherché à appuyer objectivement l'idée de la pénétration par ces organes, mise tout d'abord en avant par Dufour, mais peu d'exemples pouvaient être plus mal choisis que celui d'*Echinomyia fera*, et le fait rapporté, s'il est exact, doit être tenu pour très exceptionnel. C'est le moins qu'on en puisse dire.

(¹) L'observation en nombre de cette chenille et de ses parasites m'a été facilitée, durant mon séjour à Sarria, par le concours dévoué d'un jeune entomologiste, M. D. Ventallo, aujourd'hui Pharmacien à Barcelone.

Groupe V. Espèces disséminant probablement au voisinage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses.

Enumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Bigonichæta setipennis Fall.	Forficules.
Eriothrix rufomaculatus Deg. (= *Olivieria* [*lateralis* Panz.)	?
Glaucophana Amasiæ B.B.	?
Macquartia chalconta Meig.	?
Myiocera carinifrons Fall.	?

Ce groupe, formé comme le précédent d'espèces larvipares ou ovilarvipares, est beaucoup moins homogène et sera très vraisemblablement démembré dès que l'on connaîtra mieux les unités que nous y rangeons provisoirement. Ces espèces sont modérément prolifiques. Celle que nous avons pu le mieux étudier parasite les forficules; on l'aurait obtenue aussi de diverses chenilles, notamment de *Notodonta tremula* Clerck (van der Wulp), mais peut-être convient-il d'attendre la confirmation de ce renseignement. Nous bornerons notre étude à des indications très sommaires.



Fig. 8*t*. Ovariole de *Bigonichæta setipennis* au 2e jour après l'éclosion. Gr. : 45.

Appareil femelle, Fig. 8*t*, 9*t*.

Chez *Bigonichæta*, les ovaires jeunes sont massifs, volumineux relativement à la taille de la mouche et assez allongés. Ils comprennent environ 40 ovarioles à développement très précoce, où l'on compte dès le deuxième jour après l'éclosion, peut-être dès l'éclosion, 3-4 œufs de taille définitive, empiétant les uns sur les autres, et un petit nombre de chambres demeurées très jeunes, fig. 8 *t*. C'est, à ce qu'on voit, la réapparition du cas offert dans le groupe I par *Thrixion Halidayanum* et dans le groupe II par *Ceromasia rufipes*. Il semble d'ailleurs que les œufs précocement développés représentent la totalité de la portée effective de la mouche. Ils commencent très tôt à descendre dans l'utérus, même en l'absence de l'accouplement, mais ils ne sont pas remplacés dans les gaînes, si bien qu'un utérus bourré d'œufs va toujours avec des ovaires petits, défraîchis et épuisés, fig. 9*t*, *B*.

Les trompes sont courtes. L'utérus antérieur est assez long et mince. Il existe trois spermathèques à capsule un peu piriforme, très courtement pédicellées. Les glandes accessoires sont très ramassées, pourtant un peu plus longues que larges, et s'atténuent en un court pédoncule.

L'utérus postérieur non gravide a la forme d'un conduit court, FIG. 9 *t*, *A*, proportionnellement plus long toutefois que celui des espèces ovipares du groupe I, beaucoup moins encombré de trachées que dans le groupe IV. A mesure que les œufs s'y accumulent, il s'allonge beaucoup sans s'élargir dans les mêmes proportions et s'enroule en une spirale plate qui remplit la cavité de l'abdomen (trois tours et demi, dans la femelle la plus avancée que nous ayons explorée, le dernier irrégulier). Les œufs se disposent transversalement en séries juxtaposées ; on compte six séries dans la région moyenne.



FIG. 9 *t*. Appareil femelle chez *Big. setipennis* : — *A*, au 2e jour, avant la descente des œufs (un seul ovaire représenté) ; — *B*, en pleine période de descente. Gr. : 8.

Chez l'exemplaire de *Glaucophana* le plus âgé que nous ayons disséqué, l'utérus postérieur s'est présenté comme un long boyau intestiniforme, remplissant la cavité abdominale de ses anses irrégulières et contenant une multitude de larves remuantes, bien que non écloses. Ces larves étaient disposées en long. La ressemblance avec *Bigonichæta* demeure au fond très grande.

Les autres espèces s'en éloignent davantage. Elles ont l'utérus postérieur modérément long, à l'état de gravidité, plus large à la région proximale qu'à la région distale et plus ou moins contourné en tire-bouchon. Les œufs y sont accumulés sans beaucoup d'ordre ou en long. Ces caractères tendraient à les faire placer dans le groupe suivant, si ceux de la larve n'obligeaient à les maintenir, au moins provisoirement, dans celui-ci.

Œuf et larve primaire.

L'œuf, chez *Bigonichæta* et *Glaucophana*, FIG. 21, 22, rappelle de très près celui du groupe précédent, et chez les autres espèces il ne s'éloigne de ce type que par des particularités très secondaires : forme très atténuée

aux deux bouts (*Myiocera*), profil beaucoup moins parallèle et plus convexe d'un côté (*Eriothrix*). L'appareil pneumatique est réticulé (*Bigonichæta*), ou en manchon continu (*Eriothrix*).

Il existe sur la cuticule de la jeune larve des accidents chitinisés rappelant de très près ceux décrits dans le groupe précédent. Ce sont des costules ou bandes étroites longitudinales (*Bigonichæta*, FIG. 26, *Eriothrix*), des costules transversales disposées en lignes discontinues ou continues sur le dos et se transformant sur les cotés en petites plaques (*Glaucophana*, FIG. 28), des squamelles juxtaposées en séries transversales (*Myiocera*), ou des plaques peu saillantes (*Macquartia*).

La forme générale du corps est plus svelte que dans le groupe IV, l'armure buccale plus grêle. La partie exsertile de cette armure est exceptionnellement mince et en stylet linéaire chez *Bigonichæta*, bien que destinée à perforer le tégument relativement coriace des forficules.

La présence des accidents tégumentaires fait supposer que la pénétration dans l'hôte ne suit pas immédiatement l'éclosion ou le dépòt par la mère; par suite, que ce dépòt pourrait bien avoir lieu, comme pour le groupe précédent, au voisinage de l'hôte; néanmoins les observations positives font totalement défaut sur ce point. Il faut remarquer de toute manière que la pénétration de *Bigonichæta* n'a pas lieu par un point quelconque du tégument de l'hôte, mais uniquement par une place de choix : membrane mince du cou ou d'un intersegment de la forficule. Cette circonstance implique, croyons-nous, de la part de la larve, une période de déplacements libres, car il n'existe jusqu'ici aucun exemple d'un semblable choix fait par la mouche elle-même.

Groupe VI. Espèces déposant sur le corps de l'hôte des œufs sur le point d'éclore, ou des larves écloses.

Enumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Blepharidea vulgaris FALL.	Chenilles nombreuses (*Pieris*, *Vanessa*); cité d'un coléoptère adulte, *Procrustes coriaceus* L.
Bucentes geniculata DEG.	?
Cyrtophlebia elata MEIG.	?
» *ruricola* MEIG.	Chenilles, surtout *Spintherops Spectrum* ESP.
Exorista affinis FALL. (= *Parexorista polychæta* RND.)	Chenilles diverses (*Arctia*, *Saturnia*).

Hyria tibialis Fall.	Chenilles diverses *(Vanessa, Mamestra).*
Leskia aurea Fall.	» *(Sesia, Tortrix).*
Melania volvulus F.	?
Myiobia inanis Fall.	?
Paraplagia trepida Meig.	Chenilles *(Hadena, Spinthcrops)* et fausses chenilles *(Lophyrus pini).*
Plagia ruralis Fall.	Chenilles nombreuses (*Arctia, Plusia, Vanessa*).
Thelaira nigripes F. (= *leucozona* Panz.)	Chenilles nombreuses *(Arctia, Cucullia, Bombyx).*
Uclesia fumipennis Girschner.	Chenille de *Chondrostega Vandalicia* Mill.

Espèces ovilarvipares ou larvipares, comme dans les deux groupes précédents; mais ici les jeunes vers, au lieu d'être disséminés sur un support intermédiaire, sont directement déposés sur le corps de l'hôte; ils n'ont pas, par suite, à traverser une période d'attente, avant de s'installer.

Le groupe est d'une assez grande homogénéité si l'on excepte *Thelaira nigripes* qui, par son utérus incubateur, constitue comme un terme de passage au groupe V.

Ce groupe correspond, sans s'y superposer très rigoureusement, à la division 3 de Townsend, caractérisée par la » supracutaneous host-larviposition «. La différence, que nous considérons comme d'ordre secondaire, tient à ce que la caractéristique de Townsend suppose des espèces strictement larvipares.

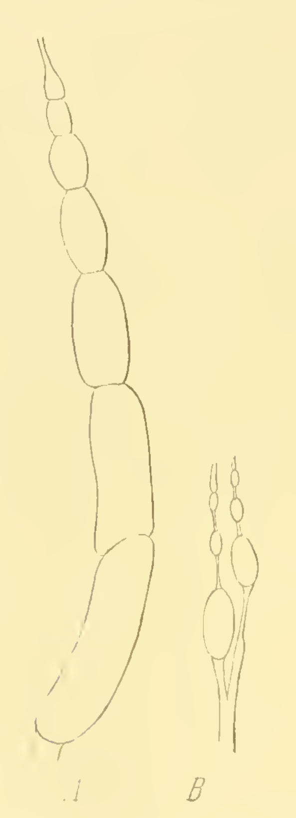


Fig. 10 *t*. Ovarioles de *Blepharidea vulgaris* : — *A*, à l'éclosion (sept chambres ovocytaires, la dernière non séparée de la terminale); — *B*, deux ovarioles après la descente dans l'utérus incubateur de toute la portée; il y reste seulement deux ou trois chambres demeurées jeunes. Gr. : 45.

Appareil femelle, fig. 10 *t*, 11 *t*.

Beaucoup moindre que dans le groupe IV, la prolificité chez ces espèces est néanmoins plus grande que dans le groupe I, dont elles se rapprochent parfois au point de vue des soins maternels.

Les ovaires constituent, à l'éclosion, deux paquets assez volumineux, ovoïdes ou oblongs, qui s'épuisent successivement pendant la des-

cente des œufs en se réduisant considérablement. Cette circonstance, nettement saisissable sur les croquis comparatifs, FIG. 10*l*, *A* et *B*, montre que le fonctionnement de la chambre terminale n'est pas continu, et que les ovocytes déjà descendus ne sont pas remplacés, en général du moins (*Bleph. vulgaris*, *Cyrtophl. ruricola*).

Le nombre des ovarioles, chez les espèces où nous avons pu l'évaluer, est compris pour chaque ovaire entre 15 (*Bleph. vulgaris*) et 54 (*Plagia elata*). Il dépend d'ailleurs beaucoup — et c'est là une remarque à étendre à toutes les espèces de muscides exposées à des conditions de vie pouvant être très inégalement favorables pour les divers individus, — de la taille et de la robustesse de la mouche : chez *Bleph. vulgaris*, où nous l'avons évalué sur des coupes avec toute la rigueur désirable, il varie du simple au double (15-30).

On compte fréquemment, à l'éclosion, 6-7 chambres ovulaires, la terminale non comprise, FIG. 10*l*, *A*. Elles sont de dimensions régulièrement croissantes de haut en bas et il n'y en a guère qu'une où les nourricières soient résorbées et l'ovocyte entièrement développé [1]. Le rapprochement des états *A* et *B* montre que les ovocytes des 3-4 chambres inférieures sont seuls appelés à se développer, chez *Blepharidea*, et seuls doivent entrer en ligne de compte pour l'évaluation de la portée effective. Les autres demeurent jeunes jusqu'à la mort de la mouche — du moins en captivité —, quand ils n'entrent pas en dégénérescence [2]. Le nombre des ovocytes qui se développent est un peu variable avec les espèces (4-5 chez *Hyria*).

Les trompes et l'utérus antérieur sont du type ordinaire.

Il existe trois spermathèques courtement pédicellées et à pédoncule généralement géniculé. Par une exception jusqu'ici unique, leur capsule chitineuse est hyaline chez *Paraplagia trepida*.

Les glandes accessoires, toujours en forme de cœcum, et généralement rattachées à la base de l'ovaire correspondant, peuvent être longues et filiformes (*Bleph. vulgaris*), ou courtes. Dans le dernier cas, de beaucoup le plus fréquent, les trompes et l'utérus antérieur étant eux-mêmes courts,

[1] Il peut y en avoir plusieurs lorsque la descente n'a pas lieu, par suite de l'absence de fécondation (trois chez *Cyrtophlebia elata*).

[2] Des phénomènes de régression, saisissables surtout chez les folliculaires et les nourricières, peuvent se montrer dès l'éclosion de la mouche dans les chambres appelées à ne pas se développer (*Blepharidea vulgaris*).

l'ensemble présente une disposition caractéristique de toute une série d'espèces, FIG. 11*t*, *C* (*Uclesia fumipennis*, *Paraplagia trepida*, *Plagia ruralis*) (1).

L'utérus postérieur est conformé en organe incubateur intestiniforme. A l'état de vacuité, c'est un conduit de longueur médiocre, de calibre uniforme, FIG. 11*t*, *A*, *C*, desservi par une grande abondance de trachées. A l'état de réplétion, il se présente le plus souvent comme un boudin en massue, dont la tête commence immédiatement en arrière de la chambre d'imprégnation, FIG. 11*t*, *B*; ce boudin décrit d'ordinaire, dans la cavité abdominale, une ou deux boucles irrégulières, ou se tord sur lui-même en une spirale lâche. Les œufs s'y disposent transversalement, en plusieurs rangées ordonnées et les pôles de même nom d'un même côté (*Blepharidea vulgaris*, *Exorista affinis*, *Melania volvulus*, *Myiobia inanis*, *Thelaira nigripes*), ou en long et sans ordre (*Paraplagia trepida*). A une époque assez avancée de la gestation, on trouve chez quelques espèces des larves écloses, à la région distale de l'organe; elles y sont orientées sans ordre.



FIG. 11 *t*. Appareil femelle dans le groupe VI, d'après des préparations étalées sur porte-objet : — *A*, chez *Blepharidea vulgaris* avant la descente des œufs dans l'utérus incubateur (ovaires très grands, utérus postérieur court et de même largeur partout); — *B*, chez la même espèce après la descente (ovaires très réduits, offrant à leur base des *corps jaunes*; utérus postérieur distendu et en massue); — *C*, chez *Uclesia fumipennis* avant la descente des œufs (spermathèques à pédoncule geniculé, glandes accessoires courtes, rattachées à la trompe correspondante) Gr. : 8.

Chez *Thelaira nigripes*, l'utérus postérieur est d'un type long et contourné en spirale plate, comme dans le groupe IV et dans quelques espèces du groupe V. Par là l'espèce se rapprocherait de *Bigonichæta;* nous la maintenons dans le groupe des *Cyrtophlebia* à cause des caractères tégumentaires de la larve I.

La plaque sous-génitale est très sensiblement plus grande et plus saillante que dans le groupe précédent, parfois cymbiforme et prolongée au-delà de la plaque suranale. Elle ne saurait représenter néanmoins un appa-

(1) Cette disposition est également réalisée chez *Eriothrix rufomaculatus*, que nous avons été amené à placer dans le groupe V.

reil de perforation; on peut supposer tout au plus qu'elle constitue un instrument auxiliaire destiné peut-être à écarter les poils ou les piquants de la chenille et à préparer la place où l'œuf doit être déposé.

L'œuf, FIG. 32-38.

Allongé comme dans le groupe précédent, à peu près de mêmes dimensions ou un peu plus petit, il est sensiblement moins parallèle, moins régulier, convexe du côté ventral et souvent assez atténué en arrière, ou même aux deux extrémités. Sa longueur varie, dans les neuf espèces que nous avons soumises aux mensurations, de 867 (*Paraplagia trepida*) à 460 μ (*Plagia ruralis*), et sa largeur de 230 (*Uclesia fumipennis*) à 102 μ (*Hyria tibialis*), le rapport de ces deux dimensions étant compris entre 4,2 (*Thelaira nigripes*) et 2,5 (*Uclesia*).

Il n'existe pas de surface d'assiette, la section transversale étant toujours circulaire.

La coque est mince, très flexible ou assez flexible, et offre comme sculpture le fin pointillé et le polygonage ordinaires, ce dernier souvent très indistinct. Il n'y a ordinairement pas de différence entre la surface dorsale et la surface ventrale, les deux montrant, sur les coupes, les mêmes caractères structuraux et la même tendance à se plisser sous l'action des réactifs contractants. Pourtant, chez *Blepharidea* — et il est possible que cette remarque s'applique à d'autres espèces, nos observations étant assez incomplètes à ce point de vue, — on peut relever entre les deux côtés des caractères différentiels très nets : existence, du côté dorsal, d'une épaisseur et d'une résistance aux flexions plus grandes, d'une sculpture plus forte, d'une plage antérieure différenciée en appareil pneumatique, toutes particularités indiquant que l'œuf est destiné à être pondu avant l'éclosion. Sa face ventrale, par laquelle il sera appliqué sur le corps de la chenille, se distingue même de la face opposée par une teinte un peu plus pâle et il est possible qu'elle soit légèrement adhésive.

Le micropyle, situé au pôle antérieur, est pertusiforme et occupe le centre d'une rosace irrégulière plus ou moins nette. Le conducteur micropylaire peut paraître absent (*Blepharidea vulgaris*, *Thelaira nigripes*), ou se montrer comme un bouchon muqueux de forme quelconque (*Paraplagia trepida*), ou s'allonger en panache (*Plagia ruralis*).

Il existe, comme dans les groupes IV et V, un appareil pneumatique

indistinct tant que le chorion est imbibé de liquide interstitiel, mais apparaissant, grâce à l'air qui l'envahit, dès que l'embryon respire activement. Il est constitué par des puits punctiformes étroitement juxtaposés et formant par leur ensemble soit un polygonage régulier (*Thelaira*, FIG. 36), soit, plus fréquemment, une plage continue (*Cyrtophlebia*, FIG. 33). Dans l'un comme dans l'autre cas, il existe des régions réservées où la différenciation pneumatique fait défaut.

Eclosion; prise de possession de l'hôte.

Nous avons fait remarquer déjà que l'éclosion a lieu tantôt dans l'utérus incubateur, tantôt au dehors. A plusieurs reprises nous avons rencontré des larves écloses chez des femelles venant de mourir et d'autres observations non moins positives plaident pour l'éclosion à l'air. Faut-il admettre que les deux variantes peuvent indifféremment et au gré des circonstances extérieures se présenter chez la même espèce; ou bien, qu'en prenant les termes en toute rigueur, telle espèce est larvipare, telle autre ovipare? Nous ne le déciderons pas. Et ce n'est pas la précision de ce point très secondaire qui permettrait de caractériser le groupe au point de vue de la prise de possession de l'hôte. Une circonstance autrement importante à ce point de vue, c'est que la jeune larve, quel que soit l'instant précis de l'éclosion, n'est pas condamnée à traverser toute une période d'attente entre sa venue au jour et sa pénétration dans le corps de son hôte, mais est mise en sa possession par la mère, soit immédiatement et réellement, soit d'une manière équivalente.

Aussi n'observe-t-on chez elle ni les attitudes spéciales, ni les particularités tégumentaires que nous avons eu à décrire dans le groupe IV. Elle a simplement la forme, la vestiture et les allures communes des autres larves de Tachinaires.

L'observation la plus précise que nous ayons recueillie sur la prise de possession se rapporte à *Cyrtophlebia ruricola*. Quelques femelles de cette espèce, élevées en cage avec des mâles à partir de leur éclosion, s'accouplèrent dès le 2e jour — la *copula* ne semble pas se répéter, ce qui serait d'ailleurs impossible vu les modifications qui surviennent dans l'organe incubateur — et l'évolution de la portée suivit son cours régulier. Une grosse chenille de *Sphintherops spectrum*, hôte ordinaire de l'espèce, ayant été introduite dans la cage sans attirer tout d'abord, apparemment, l'attention

des mouches, en fut retirée trois jours après, ayant sur la surface dorsale et sur les flancs plus de 30 œufs irrégulièrement disséminés. Aucun doute n'était possible sur l'identification de ces œufs. Ils étaient faiblement adhérents, affaissés et chiffonnés ; la plupart laissaient voir par transparence l'armature de la larve morte et déjà desséchée. A l'autopsie de la chenille, une seule larve fut retrouvée libre dans la cavité générale.

En dépit de son caractère quelque peu artificiel, on peut admettre que cette expérience reproduit, dans leurs traits essentiels, le mode d'éclosion de la jeune larve sur le corps même de l'hôte et sa pénétration sur place. Les cas assez nombreux où nous avons observé des éclosions intra-utérines étaient relatifs principalement — peut-être exclusivement — à des femelles mortes au moins depuis plusieurs heures et admettrait-on que ces éclosions fussent normales, on ne pourrait pas supposer que le sort ultérieur des larves dut être très différent de celui qui les attend quand elles sont expulsées non écloses. L'œuf semble destiné plutôt à être collé sur le corps de l'hôte, mais pour un moment, l'acte en quelque sorte fonctionnant sans doute comme le déterminant de l'éclosion ; la coquille n'avait besoin ni d'être bien adhésive, ni d'avoir une surface d'assiette, ni d'offrir une solidité comparable à celle qui a été signalée dans les groupes I et II.

La mort en masse de la presque totalité des larves constitue sans doute une circonstance très anormale. Faut-il la rattacher à une maturité incomplète, à une faiblesse congénitale tenant à la captivité de la mère, à la trop grande dureté de la peau de la chenille ? Toutes ces causes pouvant paraître également plausibles sans être nécessairement vraies, mieux vaut constater simplement le fait. Il est juste de remarquer pourtant que la chenille dont il s'agit était à son dernier âge et commençait à se vider pour la chrysalidation, lorsqu'elle a été retirée de la cage.

Le rôle des organes maternels dans l'incubation intra-utérine. Le sort de la paroi utérine.

La question se pose assez naturellement, au sujet des espèces à incubation intra-utérine des groupes II-VI, de savoir quel est, vis-à-vis de l'embryon, le rôle de la mère ; s'il est limité à une simple protection mécanique, ou s'il va jusqu'à la nutrition et dans quel sens.

Il n'est pas très difficile d'éliminer comme insuffisante la première hypothèse et on ne peut guère, à constater l'accroissement manifeste du

contour de l'œuf, dans le cas des coques minces (*Micropalpus*, FIG. 17, *A* et *B*), mettre en doute la réalité d'une certaine influence nutritive. Comment s'exerce-t-elle?

Nous ne mentionnerons que pour mémoire une opinion de SASAKI (86) d'après laquelle la larve d'*Ugimyia* pourrait projeter à travers le micropyle la partie antérieure de son corps et happer, pour s'en nourrir, la couche gélatineuse de l'œuf, celle-ci étant considérée comme un produit d'activité des glandes accessoires. Outre que l'origine de cette couche est toute différente, ainsi que nous aurons à l'établir dans un prochain travail, sa destination comme celle du micropyle est nettement fixée dans un autre sens; le micropyle, au surplus, est d'un autre ordre de petitesse que l'armure buccale.

Une intervention des glandes accessoires pourrait être supposée *a priori* avec moins d'invraisemblance. Il paraît bien démontré, en effet, qu'elles se différencient, chez les diptères piqueurs, où la viviparité se complique d'une gestation post-embryonnaire, en véritables glandes nourricières. Les observateurs qui se sont récemment occupés des *Glossines*, ce groupe de mouches hématophages dont l'intérêt scientifique s'est si subitement accru par la découverte de leurs rapports avec les trypanosomiases, MINCHIN (05), STUHLMANN (05), ROUBAUD (09*a*, 09*b*) reconnaissent dans leurs glandes accessoires des adaptations très comparables à celles décrites antérieurement chez les pupipares par LEUCKART et PRATT [1]. ROUBAUD n'hésite pas à pousser jusque dans les détails le rapprochement avec une glande galactogène et parle même d'une tétine contre laquelle la larve appliquerait son orifice buccal.

Rien de comparable ne peut être admis dans les espèces qui nous occupent. Bien qu'il soit difficile de préciser en général le rôle des glandes accessoires, on ne peut s'arrêter ici à l'idée d'un rôle nourricier, d'abord parce qu'elles ne sont pas plus développées que dans les espèces strictement ovipares du groupe I et aussi parce qu'elles n'augmentent pas durant la gestation, comme cela devrait être si cette période était celle de leur plus grande activité fonctionnelle.

Est-ce l'épithélium utérin qui assumerait un rôle nourricier plus ou moins comparable à celui des follicules ovulaires ou des cellules de cyste

[1] HOLMGREN (04) a attribué à *Mesembrina meridiana* des évaginations utérines spéciales et supposé qu'elles représentent vraisemblablement des glandes galactogènes dont la sécrétion servirait à l'alimentation de la larve. Mais CHOLODKOWSKY (08), reprenant l'examen de cette même espèce, n'y a rien trouvé de pareil; nous n'avons pas été plus heureux que lui.

du testicule? L'examen comparatif de cet épithélium dans l'utérus vierge et dans l'utérus gravide n'est pas, au premier coup d'œil, défavorable à cette idée. Dans le premier cas les cellules sont relativement riches en cytoplasme, et apparaissent dans les coupes transversales de l'organe comme des éléments hauts et serrés, FIG. 40. Dans le second elles sont à peine visibles sur les coupes transversales correspondantes, mais se montrent, sur les préparations *in toto* de la paroi, comme des éléments d'aspect endothélial, reconnaissables à leur noyau, laissant transparaître d'ailleurs tous les détails de la couche musculaire sous-jacente, FIG. 41. On pourrait attribuer le changement à un passage de substances de la cellule épithéliale aux embryons contenus dans l'organe. Mais il semble tenir plutôt à l'étirement mécanique subi en largeur comme en longueur par les cellules, dès que les œufs s'accumulent dans l'organe incubateur; il se présente avec les mêmes caractères, soit dans les cas normaux où les œufs se développent, soit dans les cas anormaux où, la fécondation ayant fait défaut, ils ne se développent pas.

Ces divers modes d'intervention éliminés, on ne peut guère rattacher la nutrition intra-utérine des embryons, quand elle existe, qu'à des échanges lents, bien que réels, avec l'hémolymphe. Nous ne voulons parler que d'échanges réalisés par voie de diffusion physiologique au travers du chorion et des structures sous-jacentes, nullement d'échanges massifs, supposant de la part de la jeune larve une ingestion de sang maternel. Rien ne serait moins fondé qu'une telle idée. Il est remarquable en effet que les larves des muscides qui nous occupent, même quand elles éclosent avant d'être expulsées, même lorsque la mère étant morte accidentellement avant de s'en être délivrée elles perforent la paroi utérine et se répandent dans la cavité générale, sont trouvées l'intestin vide et conservent leur taille telle quelle, tandis qu'elles absorbent du sang et grossissent dès qu'elles pénètrent dans la cavité générale d'un autre insecte [1].

---

[1] Nous ne saurions abandonner cette question sans rapprocher nos résultats de ceux récemment publiés par CHOLODKOWSKY sur les mouches vivipares (08).

Rappelons tout d'abord que cet observateur admet, chez certaines mouches dont l'œuf est muni d'une gouttière dorsale à bords relevés, l'existence d'un « placenta ovarica ». C'est une bande épaissie de l'épithélium folliculaire, dont les produits de sécrétion ou de dégénérescence pourraient pénétrer dans l'œuf et lui apporter un complément de matériaux nutritifs.

Nous considérons aussi comme possible, probable même, l'introduction dans l'œuf, à la faveur des pores du chorion, de matériaux dissous dans le liquide interstitiel où il baigne, mais nous ne croyons pas que l'élaboration de ces substances soit la raison d'être de la différenciation épithéliale

Groupe VII. Espèces introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation distincts, des larves écloses ou sur le point d'éclore.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Compsilura concinnata Meig. (= *Machaira serriventris* Rnd.).	Très nombreuse liste de chenilles et de fausses-chenilles (personnellement nous l'avons obtenu de 12 espèces).
Dexodes nigripes Fall.	Chenilles de Bombycides (Townsend).
Vibrissina demissa Rnd.	?

Ce groupe, remarquable par son originalité et son homogénéité, correspond à la division 4 de Townsend. Les espèces étudiées par l'observateur américain sont les deux premières de la présente liste.

Appareil femelle et œuf.

Les espèces sont d'une fécondité modérée, mais la mère place individuellement chaque larve dans les conditions d'existence les plus favorables.

---

dont il s'agit; nous ne croyons pas, par suite, qu'il y ait lieu de parler de placenta. La croissance en hauteur des cellules épithéliales est en relation avec l'édification de la gouttière, laquelle, à son tour, n'est qu'un appareil pneumatique, ainsi que nous avons pu nous en convaincre sur une espèce demeurée malheureusement indéterminée, par suite d'un accident de transport. Une différenciation tout à fait analogue s'observe dans toutes les régions où doit se former une saillie un peu prononcée du chorion, p. ex. au pôle postérieur du follicule, chez *Carcelia Cheloniæ*, dont l'œuf se prolongera en pédoncule.

Un autre point traité par Cholodkowsky nous intéresse ici plus directement, ce sont les rapports entre les parois de l'utérus incubateur et les œufs en voie d'incubation. Chez les *Sarcophaga*, les œufs sont isolés les uns des autres par de minces cloisons pelliculaires dépendant des parois et représentant des restes de plis épithéliaux dont les cellules, aussi bien que le liquide contenu primitivement dans les anfractuosités qu'elles circonscrivaient, semblent avoir été utilisées par l'œuf. Chez les Tachinaires, les œufs seraient pareillement environnés d'enveloppes minces en continuité avec la paroi; cependant l'auteur ne peut rien dire encore de précis sur le mode de formation de ces enveloppes, ni décider si elles prennent part à la nutrition de l'œuf.

Nous n'avons pas étudié histologiquement l'utérus incubateur des *Sarcophaga*. Celui des Tachinaires vivipares, à l'état de non-gravidité, s'est toujours montré comme celui de *Cyrtophlebia ruricola*, fig. 40, avec des saillies festonnées, mais sans véritables anfractuosités comparables à celles de *Sarcophaga*; les festons, d'ailleurs, doivent s'effacer à l'extension. A l'état de gravidité, nous n'y avons jamais remarqué les cloisons minces, interposées aux œufs, dont parle Cholodkowsky (*Blepharidea vulgaris*, *Echinomyia fera*, *Fausta radicum*, *Micropalpus pudicus*). Sur les coupes où les œufs sont intéressés transversalement, p. ex., on peut bien rencontrer, entre les coques minces, aisément reconnaissables, un coagulum plus ou moins abondant — produit de sécrétion des glandes accessoires? —, mais on voit la paroi utérine passer comme un pont au-dessus des œufs, sans pénétrer entre eux.

Les ovaires constituent, à l'éclosion, un faisceau de forme obconique avant la rupture des filaments terminaux, en pinceau après, comptant un nombre variable mais réduit d'ovarioles, 10-20 chez *Compsilura*.

A cette époque et dans cette espèce, un ovariole comprend 7-8 chambres ovulaires en plus de la chambre terminale, la plus ancienne contenant, chez quelques-uns, un œuf de grandeur presque définitive, FIG. **12***t*. Quinze

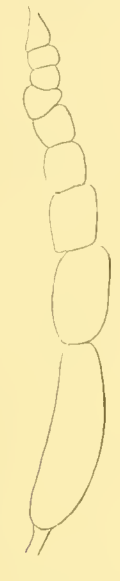


FIG. **12***t*. Ovariole de *Compsilura concinnata* à l'éclosion (extension insuffisante). Gr. : 45.



FIG. **13***t*. Appareil femelle dans le groupe VII : — *A*, appareil complet, à l'éclosion, chez *Compsilura* (préparation développée); — *B*, les parties visibles *in situ*, notamment l'utérus incubateur à l'état de gravidité chez *Vibrissina*; — *C*, portion du même utérus plus grossi, avec les œufs disposés en une seule série. Gr. pour *A* et *B* : 8.
i, inoculateur des œufs; — *l*, lobes latéraux dépendant du VIe dorsite; — *p*, perforateur; — *v*, pièce de renforcement dépendant du Ve ventrite; *r*, rectum.

jours après, il y en a en général trois dans ces conditions, chez les femelles inaccouplées qui meurent les œufs non descendus, ou descendus seulement en partie.

Les trompes, l'utérus antérieur, les trois spermathèques sont de forme et de dimensions communes.

Les glandes accessoires sont en cœcums modérément allongés, grêles et libres dans les deux espèces où on a pu les examiner (*Comps. concinnata*, *Vibr. demissa*).

L'utérus postérieur, en conduit court à l'état de non-gravidité, FIG. **13***t*, *A*, s'allonge démesurément pendant la descente des œufs en un organe

intestiniforme d'incubation, FIG. 13*t*, *B*. Les œufs s'y accumulent suivant un type de disposition tout différent de ceux que nous avons rencontrés jusqu'ici. Ils se placent en travers, les pôles de même nom du même côté, mais de manière à former une seule couche, si bien que l'organe se présente comme un ruban plat, FIG. 13*t*, *C*, non comme un boyau isodiamétral.

Le trait d'organisation le plus remarquable, dans ce groupe, consiste dans la terminaison extérieure de l'organe incubateur et dans les adaptations tégumentaires qui l'accompagnent.

L'organe qui représente cette terminaison est une pièce creuse modérément chitinisée, *i*, FIG. 13*t*, *A*, située au-dessous et au-delà des bourrelets poilus qui dissimulent l'anus ; elle représente un pondoir, ou mieux un véritable inoculateur d'œufs, exactement comparable à l'aiguille creuse d'une seringue à injections.

Le pondoir est protégé et guidé dans ses mouvements de protraction et de rétraction par une forte pointe cornée, *p*, rappelant par sa forme le crochet caudal des scorpions, que l'on peut considérer comme un instrument de perforation préparant le trou d'entrée de l'inoculateur. C'est une pièce dépendant du VIe ventrite, creusée, sur son côté convexe, d'une rigole où se loge le pondoir et renforcée par un prolongement *v* du Ve ventrite. Au repos, tout cet ensemble de parties est couché sous l'abdomen. Deux lobes latéraux de forme ovale, *l*, dépendant du VIe dorsite, protègent en le dissimulant plus ou moins complètement le tube exsertile qui porte à la fois l'anus et le pondoir aciculaire.

L'œuf, FIG. 42 et 43, est conformé comme dans le groupe précédent, à chorion partout très mince et flexible, d'une structure insaisissable. Le micropyle, qui est terminal, est surmonté d'un conducteur micropylaire plus ou moins visible. La région micropylaire est sensiblement plus épaisse que le fond général, grenue et un peu surélevée.

Les mensurations exécutées pour deux espèces ont donné comme chiffres approximatifs :

	Compsilura	*Vibrissina*
Longueur de l'œuf	629 μ	680 μ
Largeur	221	238
Rapport des deux axes	2.9	2.75

Mise en possession de l'hôte.

On pourrait se demander tout d'abord si l'éclosion est intra- ou extra-utérine. Les faits ne permettent pas, jusqu'ici, de répondre catégorique-

ment; mais la question, ainsi qu'il a été remarqué à propos des groupes précédents, est tout à fait secondaire : parmi les espèces à incubation intra-utérine, plusieurs semblent mettre au jour des larves sur le point d'éclore ou déjà écloses, suivant les circonstances.

En fait, la seule femelle du groupe que nous ayons capturée en pleine période de ponte et disséquée vivante, un *Vibrissina*, avait toute la région distale de l'utérus incubateur chargée d'œufs vivants à terme, mais non éclos. L'éclosion eut lieu en quelques instants, pour un grand nombre, dès que le contenu de l'organe fut répandu sur le porte-objet, dans une goutte d'eau salée. Elle se faisait suivant le mode déjà décrit pour les autres œufs à coquille très mince et dépourvus de différenciations locales, par simple éclatement et libération progressive de la larve, grâce à des mouvements vermiculaires qui déterminent un chiffonnage de la dépouille.

Cette observation tendrait à faire admettre plutôt que la larve, même arrivée à sa pleine maturité embryonnaire, prolonge son séjour sous la coquille jusqu'au moment où un changement de milieu interviendra comme excitant pour déterminer son éclosion. Mais on ne saurait s'en autoriser pour nier que des éclosions intra-utérines puissent avoir lieu, par exemple lorsque le séjour de l'œuf se prolonge, par suite de l'absence d'un hôte approprié, et à plus forte raison lorsque surviennent des conditions plus anormales encore, telles que la mort de la mouche [1].

Œuf sur le point d'éclore ou larve déjà libérée, le parasite est directement introduit par la mouche dans le corps de l'hôte. Bien que nous ne possédions à cet égard aucune observation directe, l'existence d'un instrument d'inoculation doublé d'un instrument de perforation, d'une part, et de l'autre l'exclusion manifeste d'autres modes de prise de possession semblent

[1] Il suit de là qu'on ne saurait attribuer une signification décisive au fait que, dans une dissection de mouche, on trouverait l'abdomen plein de larves. Une semblable observation, rapportée par Wesché (06) au sujet de *Phorocera serriventris* Rnd (*Comps. concinnata*), devrait être discutée avec soin en tenant compte des circonstances, notamment de l'état de la mouche. Townsend (08) rapporte de son côté que chez *Dexodes* l'utérus est ordinairement trouvé plein de larves vivantes, mais on ne voit pas, d'après son texte, s'il s'agit de larves déjà libres ou encore enfermées dans la coquille.

Il convient de remarquer d'ailleurs que, dans le cas d'œufs à coquille très mince, comme ceux dont il s'agit en général dans les groupes III-VII, la transparence est telle que l'on croirait aisément avoir affaire à des larves libres quand ces larves sont encore dans l'œuf. C'est ainsi que chez *Echinomyia fera*, où pourtant l'appareil pneumatique guide plus facilement l'observation, Marchand (96) a manifestement pris pour des larves écloses des embryons encore jaunes, alors que l'éclosion réelle, quand elle a lieu dans l'utérus, est bien postérieure à l'apparition de la teinte grise.

imposer celui-ci. On ne doit le considérer toutefois que comme un processus à soumettre au contrôle expérimental.

Mais, à vrai dire, on peut déjà considérer comme ayant le caractère d'une vérification les faits suivants : 1° la jeune larve occupe dans l'hôte une situation rigoureusement déterminée, entre la membrane péritrophique et l'épithélium intestinal ; 2° cette particularité est liée à une différenciation très spéciale des accidents cuticulaires de l'arrière-train, identiquement réalisée dans les trois espèces du groupe ; 3° ni cet habitat particulier, ni les détails cuticulaires qui y sont connexes ne se rencontrent dans les autres groupes parasitiques ; 4° dans des cas un peu favorables, si l'on explore attentivement la cuticule tégumentaire d'une chenille où la dissection a révélé la présence d'une ou plusieurs larves de *Compsilura*, on y trouve ordinairement des taches cicatricielles brunes, paraissant correspondre à la piqûre du perforateur (cuticule d'*Acronycta aceris* traitée par la potasse et préparée en entier). Il semble donc, non seulement que la mouche inocule le parasite, mais encore qu'elle l'établit directement dans une station de choix.

L'appareil d'introduction.

Il importe, pour apprécier le degré de vraisemblance des manœuvres qui viennent d'être supposées, d'examiner d'un peu près la conformation des parties qui y interviennent.

Dans une préparation *in toto*, FIG. 44, on sépare bien ces diverses parties, mais leur signification individuelle ne s'imposerait pas sans l'étude des coupes.

Une coupe transversale au niveau *AB*, un peu en arrière des lobes ovalaires, FIG. 45, montre d'abord que la pièce *p* n'a rien à voir avec l'oviducte ; c'est un crochet creusé en gouttière sur sa face dorsale, dont la forme et la situation par rapport aux parties molles appellent invinciblement un rapprochement avec une sonde cannelée, et permettent d'y voir un instrument auxiliaire destiné à faciliter leur introduction dans des corps résistants. Ces parties molles forment un ensemble à contour accidenté, limité par le tégument et laissant reconnaître à l'intérieur la coupe du conduit génital en dessous et celle du rectum en dessus.

Une coupe pratiquée plus distalement, en arrière des bourrelets ciliés qui dissimulent l'anus, FIG. 46, ne montre plus dans la pièce *i* que la lumière du conduit inférieur et la caractérise comme la partie distale de l'oviducte.

La coupe sagittale de cette pièce, FIG. 47, justifie son assimilation à une aiguille creuse. L'organe est relativement gros à sa base, au voisinage de l'anus, mais s'atténue ensuite à partir d'un certain niveau, et plus rapidement du côté dorsal que du côté ventral, si bien que de profil il paraît obliquement tronqué. Son bord inférieur est régulièrement courbe et concentrique au perforateur dans la gouttière duquel tout l'organe est à peu près dissimulé, au repos. La partie distale est entièrement chitineuse, tandis que la partie proximale montre une couche invaginée de cellules chitinogènes, passant extérieurement à l'épithélium vaginal. La lumière axiale qui parcourt tout l'organe finit par s'ouvrir en dessous, au lieu d'être exactement terminale : nouveau détail justifiant le rapprochement avec une aiguille à injection. Tout l'ensemble peut se définir comme l'extrémité du conduit génital dont les lèvres s'avanceraient dorsalement plus que ventralement et se prolongeraient en un tube de chitine.

La surface inférieure de l'inoculateur n'est pas unie, dans sa région distale, mais hérissée de denticules d'une grande élégance, visibles surtout sur des préparations montrant l'organe de face. Sur ces mêmes préparations on peut se rendre compte que l'orifice a la forme d'une sorte de boutonnière à bords un peu irréguliers et que le bord supérieur du tube chitineux se prolonge légèrement en une lame arrondie.

Remarques bibliographiques et critiques.

La plupart des renseignements bibliographiques relatifs à ce groupe concernent *Compsilura concinnata.*

La conformation si caractéristique de l'acroabdomen, chez cette espèce particulièrement commune, ne pouvait manquer de frapper l'attention des Diptéristes. Ils l'ont de bonne heure mise à profit pour la systématique et se sont efforcés aussi de l'interpréter physiologiquement. Les opinions produites autour de ce dernier point, qui seul nous intéresse ici, sont très divergentes.

Pour ROBINEAU-DESVOIDY les *Phorocera* (*Compsilura* de la nomenclature actuelle) pondraient simplement sur les chenilles et, par suite, le crochet corné ne saurait avoir dans les manœuvres de l'installation parasitaire aucune fonction quelque peu importante ; la ponte est décrite chez cet auteur avec une véritable apparence de précision :

» Elles (les femelles de *Phorocera*) savent voltiger entre les feuilles

pour reconnaître leurs victimes. Elles savent encore les attendre au passage sur les troncs et les grands rameaux. On les voit alors déposer sur elles avec promptitude leurs œufs cylindriques un peu courbés en arc et blanchâtres » [Cité d'après GIARD (94)].

Impossible de conclure plus péremptoirement contre les idées exposées dans les deux paragraphes qui précèdent. Seulement l'assertion de ROBINEAU-DESVOIDY se détruit elle-même lorsqu'il parle d'œufs blanchâtres. Les mouches dont il s'agit sont au moins ovi-larvipares et, admettrait-on qu'elles pondent leurs œufs sur la chenille, ces œufs à terme disparaîtraient comme tels, vu la finesse de la coquille, pour ne laisser voir sous la loupe qu'un ver annelé et spinulé. Il est vraisemblable que l'observateur a transporté aux *Phorocera* une observation faite sur d'autres espèces.

LACAZE-DUTHIERS (53) et GIRARD (85) après lui ont dénié aux diptères en général et aux Tachinaires spécialement tout organe comparable à un oviscapte en forme de tarière.

KIRSCHNER, au contraire, considère les *Tachina concinna* et *inflexa* comme ayant un oviscapte perforant qui leur permet d'introduire leurs œufs dans le corps adipeux de leur victime [Lotos, XI, p. 87, 1861], et bien que des difficultés de nomenclature ne permettent pas de savoir exactement de quelles espèces il a voulu parler, il est bien probable que la première n'est autre que *Compsilura concinnata*.

SCHINER (cité par GIARD, 94) admet aussi à propos de cette espèce l'idée d'un oviscapte, mais qui serait constitué proprement par la forte épine recourbée, c'est-à-dire par une pièce n'appartenant pas en réalité au conduit génital.

HEIM, le premier, parait être arrivé par degrés à l'interprétation que nous croyons conforme à la réalité. Après avoir admis en général (93) que certaines femelles de diptères possèdent une tarière perforante, il appuya son opinion sur une étude exacte, bien que purement morphologique, du *Phorocera* (94). Il reconnut d'ailleurs que l'instrument capable de perforer est autre que l'oviducte mou situé à sa base, mais soutint en tout cas la perforation et la ponte dans le corps de l'hôte :

« Peu importe que l'on appelle tarière cet appareil perforant, ou qu'on lui impose un autre nom, cela n'est qu'affaire de mots. Le fait reste établi, l'œuf est très certainement — il eût suffi de dire vraisemblablement — pondu à l'intérieur du corps de la larve parasitée » (op. cit., p. 33).

Ces vues éprouvèrent de la part de GIARD (93, 94) une vive opposition. Le savant biologiste répugnait à admettre un rôle d'instrument perforant et ne voyait dans la grosse épine cannelée qu'un organe de contention : « c'est une pince avec laquelle *Doria (Compsilura) concinnata* saisit la peau de sa victime et l'immobilise momentanément pendant la ponte » (94, p. CIV). Cette idée de contention est probablement juste pourvu qu'elle ne soit pas exclusive, mais elle est catégoriquement affirmée d'après la seule conformation de l'organe et cela surprend quelque peu, au cours d'une discussion très serrée où l'auteur reproche précisément à son contradicteur de conclure au rôle physiologique d'après les seules données anatomiques. Il est à croire que si GIARD avait pu tenir compte de tout l'ensemble de circonstances qui plaident aujourd'hui pour l'introduction directe du parasite; s'il avait pu constater que ces circonstances coïncident avec l'absence des vrais caractères de l'oviparité et que les assertions de ROBINEAU-DESVOIDY sont, plus que probablement, dépourvues de valeur, l'épine cannelée de *Compsilura* aurait bien pris à ses yeux la valeur d'un instrument de contention et de perforation à la fois.

Plus récemment WESCHÉ (06) est revenu, dans un travail comparatif, sur l'armure femelle de *Phorocera serriventris* RND. (*Compsilura concinnata* MEIG.). C'est pour lui une forme aberrante d'ovipositeur, dans lequel les *valvulæ superiores* (LOWNE) sont fusionnées en un crochet unique fortement chitinisé et recourbé sous l'abdomen. Pour cet auteur, donc, le *perforateur* ne serait pas un ventrite, à l'encontre de ce qu'indique la plus simple dissection, mais un dérivé des *valvulæ superiores* ou « dorsal plate » de LOWNE, qui est le dorsite du segment anal. Cette idée vient sûrement de ce que WESCHÉ n'a point reconnu le véritable ovipositeur.

TOWNSEND (08) par contre a très exactement distingué, chez *Dexodes* et *Compsilura*, l'instrument destiné à perforer la peau de l'hôte de l'oviscapte mou qui introduit les larves. Sa manière de concevoir le processus de parasitation est tout à fait celle que nous avons exposée, et si les citations précédentes ne permettent pas d'accepter qu'il y ait là une chose « never suspected in the Tachinidæ » (op. cit., p. 102), il faut du moins reconnaître que des conclusions si justes, bien que basées exclusivement sur l'examen extérieur, confirment heureusement les données anatomiques et expérimentales que nous avons apportées.

Groupe VIII. Espèce introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation réunis, des larves écloses ou sur le point d'éclore.

Espèce jusqu'ici unique.	Indication générale de ses hôtes.
Cercomyia curvicauda Fall.	Coléoptères carabiques *(Harpalus)*.

Cette espèce, insuffisamment étudiée faute de matériel, se présente comme le type d'un groupe parasitique très voisin, mais pourtant distinct du précédent.

Elle possède un appareil d'incubation interne identique, à l'état de gravidité, à celui de *Vibrissina demissa*. Les œufs, d'ailleurs très semblables à ceux de cette espèce, s'y accumulent aussi en une rangée unique et la jeune larve possède les accidents péristigmatiques dont il sera question dans un chapitre suivant, au sujet de *Compsilura*, et qui semblent indiquer un même mode de fixation à l'intérieur de l'hôte.

L'acroabdomen de la femelle est conformé en un appareil complexe, servant suivant toute vraisemblance à la fois à la contention du coléoptère — peut-être à la séparation des anneaux de l'abdomen, ou à l'écartement des élytres? — et à l'introduction de la larve. Au-dessus d'une forte pièce chitineuse ventrale un peu déjetée vers le bas et arrondie au bout, on trouve un ovipositeur relativement grêle dans son ensemble, mais muni de deux épines latérales qui lui permettraient de s'ouvrir un passage à travers une partie plus mince du tégument de l'hôte et de déposer la larve à son poste d'élection. Les instruments de perforation et celui d'inoculation, tout à fait distincts dans le groupe précédent, paraissent ici réunis et la contention, qui dans les espèces du type de *Compsilura* est exercée par le perforateur, serait dévolue chez *Cercomyia* au gros processus chitineux sous-génital.

Groupe IX. Espèces dépourvues d'appareil incubateur interne, pourvues de pièces acroabdominales cornées de forme variable et paraissant introduire dans l'hôte des œufs non développés.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
SOUS-GROUPE A.	
Allophora hemiptera F.	Coléoptères adultes ? [1]
Hyalomyia Bonapartea Rnd (= *aurigera* Egg.)	?
» *obesa* F.	?
Xysta holosericea F. (♀ = *cilipes* Meig.)	?

[1] *Allophora dispar* Duf. parasite *Brachyderes lusitanicus* F. [Brauer et Bergenstamm (94), d'après Dufour].

SOUS-GROUPE B.

Conopidæ, entre autres :	*Apidæ* et *Vespidæ* adultes, principalement.
Conops flavipes L.	
Myopa testacea L.	
Physocephala vittata F.	
» *chrysorrhoea* MEIG.	
Sicus ferrugineus L.	

SOUS-GROUPE C.

? *Ocyptera brassicaria* F.	Hémiptères [1].

Reconnaissons tout de suite que ce groupe manque d'homogénéité. Cependant au lieu de le scinder tout de suite, il semble préférable de le maintenir temporairement, en ne faisant entrer dans sa définition que des traits parasitiques plus généraux.



FIG. 14*t*. Ovariole de *Xysta holosericea*, en pleine période de ponte. Gr. : 45.

Peuvent être considérés comme tels :

1° Une fécondité médiocre des espèces, faisant prévoir, du côté de la mouche, des soins destinés à garantir individuellement la conservation des germes (ponte dans le corps de l'hôte). Les ovaires sont paucifolliculaires [2] et les ovarioles n'ont pas un grand nombre de chambres.

2° L'absence d'utérus incubateur, excluant, du moins comme règle, la larviparité.

3° Tout un ensemble de caractères de l'œuf, excluant son collage sur le corps de l'hôte : coquille mince et flexible, section transversale circulaire, extrémité postérieure souvent atténuée, FIG. 14*t* et FIG. 51 [3], ou même nettement pointue. On échappe difficilement à l'idée qu'il s'agit d'un corps destiné à être introduit de vive force comme un coin, et *poussé* à travers une petite déchirure, plutôt que *porté en place* comme dans le cas de *Compsilura*.

4° Une différenciation apicale de l'abdomen de la femelle laissant toujours reconnaître, au milieu d'une

(1) NIELSEN (09) signale son parasitisme chez *Dolycoris baccarum* F.

(2) Nos observations sur ce point, relatives surtout à *Hyalomyia obesa* et *Bonapartea*, à *Xysta cilipes*, concordent avec celles de LABOULBÈNE (84) sur *Hyal. aurigera* (= *Bonapartea*), de DUFOUR (51) et de MEIJERE (04*a*) sur les *Conopidæ*.

(3) Voir pour l'œuf des *Conopidæ* les figures de MEIJERE (04*a*).

grande variété de parties plus ou moins bizarres et difficiles à interpréter individuellement, des pièces propres à saisir le corps de l'hôte et à en perforer la peau. Une telle conformation, mise en regard des caractères de l'œuf, fait supposer que la mouche pond directement dans le corps de l'hôte.

Ce n'est là pourtant qu'une forte présomption, à moins qu'on ne veuille prendre dans toute sa rigueur une observation de DUFOUR à rappeler ci-après, au sujet des *Conopidæ*.

Il y aurait peu d'avantages à décrire en détail les pièces apicales; leur diversité est telle qu'il faudrait s'engager dans le domaine de la spécigraphie. Il suffit de noter qu'elles forment un ensemble généralement robuste, quelquefois très développé, proportionnellement au reste de l'abdomen, et d'une complexité surprenante (*Xysta*). Une forte musculature correspond intérieurement aux diverses pièces et rend très difficile la dissection de l'utérus postérieur.

Ces remarques s'appliquent surtout aux sous-groupes *A* et *C* dont les espèces, pour autant qu'on peut le déduire des trop rares renseignements que l'on possède, parasitent des insectes adultes, à carapace très résistante. C'est dans la nécessité de forcer cette armure, probablement en des points de moindre résistance, mais dont l'accès n'est possible qu'à la condition d'écarter et de contenir certaines parties, qu'il faut chercher la raison d'être de la robustesse et de la complication de l'apex de l'abdomen chez lez *Phaniinæ*.

On ne trouve point le même luxe de pointes chitineuses chez les *Conopidæ*. Seulement les segments VIII et IX, qui portent respectivement l'anus et l'orifice génital, y forment en général un ensemble mobile sur le reste de l'abdomen, plus ou moins corné, terminé par des parties plus dures et plus accidentées. Cet ensemble est dirigé d'arrière en avant et paraît éminemment propre à s'insinuer entre les segments abdominaux d'un mellifère et à pratiquer dans la membrane fine de l'intersegment une déchirure permettant l'introduction de l'œuf [1].

Ici vient l'observation de DUFOUR (37), tendant à montrer la réalisation objective de cette hypothèse :

« J'ai moi-même souvent été témoin de l'ardeur avec laquelle ce *Conops*

[1] Il conviendrait d'examiner si l'« organe impair » des *Conopidæ*, étudié monographiquement par STREIFF (06) et par lui interprété comme un organe copulateur auxiliaire, n'interviendrait pas aussi dans la contention de l'hôte, au moment de la ponte.

(C. rufipes) poursuit les *Bombus*, pour insérer ses œufs dans ses (*sic*) entrailles, et je possède, dans ma collection, un *B. terrestris*, à la région anale duquel pend un *Conops rufipes* dont le bout renflé de l'abdomen est resté engagé dans la cavité du ventre de l'Hyménoptère. Je dois cet objet intéressant à l'amitié de M. BOISGIRAUD.... » (loc. cit., p. 15).

Sur la foi de ce témoignage, qui ne faisait d'ailleurs que confirmer les vues déjà exprimées, au moins équivalemment, par ROBINEAU-DESVOIDY, l'idée s'est accréditée que les Conopides introduisent leur œuf dans le corps de l'hôte (GIRARD, 85). Pourtant DE MEIJERE (04*a*), dans une étude très documentée sur la biologie et les affinités du groupe, adopte une attitude plus réservée et conclut simplement que nous n'avons pas encore de données sûres au sujet de cette question.

Nous ne saurions aspirer à être meilleur critique ni meilleur juge en la matière. Il convient pourtant de noter que les résultats mis hors de doute par notre étude comparative changent quelque peu l'état de la question sur le point particulier dont il s'agit ici. Puisque, d'une part, les Conopides sont des mouches ovipares — les données mêmes de DE MEIJERE l'établissent, — puisque d'autre part leurs œufs présentent d'autres caractères que ceux qui sont destinés à séjourner libres, en dehors des organes maternels, il faut bien reconnaître au processus d'infection supposé par DUFOUR une probabilité voisine de la certitude.

Les données de la littérature relatives aux espèces que nous rangeons à côté des *Conopidæ* sont encore moins précises.

DUFOUR (27) ayant avancé que la femelle des *Ocyptera* « insinue son œuf ou sa larve dans le stigmate imperceptible de l'Hémiptère cuirassé de toutes parts [1] », KÜNCKEL (79) critique justement cette vue, mais, dans une phrase trop générale, il attribue lui-même à tous les diptères cimécophages, donc aussi aux *Ocyptera*, l'habitude de déposer un œuf sur un des tergites abdominaux de l'hôte [2], c'est-à-dire le mode de parasitation par-

[1] On a déjà vu que cette idée aprioristique de l'infection par les stigmates, si souvent reprise depuis DUFOUR, n'a jamais été justifiée par l'observation.

[2] « Les Diptères cimécophages n'insinuent ni œuf ni larve dans les stigmates, ils se contentent de déposer un seul œuf sur un des tergites abdominaux; la jeune larve, aussitôt après son éclosion, perce un trou imperceptible dans la partie membraneuse qui relie les anneaux entre eux et pénètre au milieu des viscères de son hôte » (op. cit., p. 354).

Même appliquée au seul *Gymnosoma rotundatum* qui lui a donné occasion, la phrase de KÜNCKEL doit subir quelques restrictions : 1° *Gymnosoma rotundatum*, comme en général les espèces du groupe I, pond des œufs en nombre variable sur une partie quelconque du corps de l'hôte ; 2° la jeune larve s'introduit même par une partie très épaisse du tégument, FIG. 8.

ticulier au groupe I. En réalité, nous ignorons encore les vraies habitudes de ces insectes.

Il faut tenir compte enfin, à propos de ce groupe, d'une note publiée par COQUILLET (07) sur quelques *Phoridæ* dont les femelles possèdent un ovipositeur corné. Celle de *Pseudacteon crawfordii* n. sp. semble déposer un œuf dans la tête d'une fourmi *(Solenopsis geminata);* comme elle n'a été rencontrée au Texas qu'en compagnie de cette fourmi, il est vraisemblable que sa larve vit dans la tête de cet hyménoptère, comme *Apocephalus pergaudi* de la même famille, dans celle d'une fourmi de l'Amérique du Sud.

Groupe X. Espèce déposant sur l'hôte un œuf pédonculé, où l'embryon est déjà très avancé.

Espèce jusqu'ici unique.	Indication générale de ses hôtes.
Carcelia Cheloniæ RND.	Série nombreuse de chenilles et de fausses-[chenilles.

L'espèce ici isolée définit un type tout nouveau, un mode de parasitation qu'on ne voit pas apparaître sans surprise, comme une sorte de variante de luxe, alors que les hôtes à envahir sont des chenilles de caractères très communs, exploitées suivant d'autres procédés par de nombreux Tachinaires voisins de celui-ci.

Appareil femelle, FIG. 15*t*, 16*t*.

La fécondité est modérée. Chaque ovaire comprend 30-40 ovarioles à 7-8 chambres, dont la moitié, tout au moins, appelée à donner un œuf définitivement viable.

A l'éclosion de la mouche, les chambres sont de grandeur régulièrement croissante de haut en bas, arrondies d'abord, puis oblongues, et toutes contiennent encore les cellules nourricières. Deux jours après, celles-ci sont résorbées dans la dernière chambre de plusieurs ovarioles où l'ovocyte a acquis sa forme et ses dimensions définitives. Après quinze jours, les ovarioles ont la moitié environ de leurs chambres dans ces conditions, FIG. 15*t*, et plusieurs œufs peuvent être descendus, même en captivité et en l'absence de fécondation. Les ovaires forment alors une masse volumineuse située ventralement et très en arrière, à surface inférieure convexe et moulée sur

la paroi du corps, à surface supérieure déprimée et excavée par l'utérus postérieur et la poche rectale.

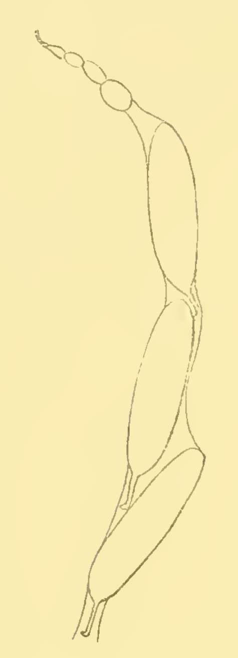


Fig. 15*t*. Ovariole de *Carcelia Cheloniæ*, avec 3 œufs prêts à descendre. — Gr. : 45.

Il existe trois spermathèques de forme presque globuleuse, à pédoncules minces, couchés, *in situ*, sur la face ventrale de l'utérus postérieur.

Les glandes accessoires, en forme de cœcums simples assez longs, sont faiblement attachées à la base de l'ovaire par leur extrémité aveugle.

L'utérus postérieur — nous ne l'avons pas observé chez des femelles en pleine gestation — est un tube simple, modérément allongé, mais assez large. Dépourvu de la trachéisation luxuriante qui caractérise les appareils d'incubation interne complète, il semble néanmoins qu'il retienne les œufs en assez grand nombre, après leur descente, et jusqu'à une époque très avancée de leur développement. Nous en y avons observé une douzaine chez une femelle pourtant non fécondée; ils étaient disposés transversalement et en ordre. L'organe se présente en somme, par sa conformation et sa manière d'être vis-à-vis des œufs, comme un intermédiaire entre le simple conduit de passage et l'appareil d'incubation proprement dit. Cela n'exclut pas que dans des circonstances particulières, telles que l'absence prolongée des conditions favorables à la ponte, ou la mort de la mouche, on ne puisse observer la larviparité accidentelle; un cas de ce genre a été signalé et justement interprété par Townsend (08), à qui on doit la première connaissance de l'œuf et des habitudes éthologiques de l'espèce.



Fig. 16*t*. Appareil femelle de la même espèce, d'après une préparation étalée; deux spermathèques visibles entre l'utérus antérieur et l'une des glandes accessoires. — Gr. : 8. — *psg*, plaque sous-génitale.

La plaque sous-génitale, *psg*, fig. 16*t*, n'est pas de forme commune; elle est assez saillante, obtuse-arrondie et offre une carène ventrale assez prononcée, indiquant peut-être une intervention fonctionnelle dans les manœuvres préparatoires de la ponte (disposition de la place?), ou dans la collocation même de l'œuf.

L'Œuf, FIG. 52.

C'est un ellipsoïde allongé, quatre fois aussi long que large, assez régulier, dont les axes mesurent approximativement 565 et 140 μ. Le pôle postérieur se prolonge en un pédoncule filiforme long de 85 μ, sensiblement oblique par rapport au grand axe et terminé par un petit épatement déjeté d'un côté ([1]). La section transversale est circulaire.

La coquille, modérément mais uniformément épaisse, est assez consistante pour conserver sa forme à l'air, malgré la dessiccation du contenu. Elle offre partout une sculpture fortement accusée, consistant dans un fond pointillé uniforme, découpé par un polygonage à grandes mailles hexagonales allongées; les points correspondent en réalité à des pertuis susceptibles d'être envahis par l'air et constituant par suite un appareil respiratoire.

Le micropyle est terminal, surmonté d'un conducteur en piton obtus, de largeur médiocre. La région micropylaire du chorion s'épaissit vers l'intérieur et descend sur l'ovoplasme sous forme de dôme renversé.

Le pédoncule constitue un trait d'organisation très singulier, unique jusqu'ici, semble-t-il, chez les muscides calyptérées. C'est une simple excroissance du chorion en forme de tige pleine, laissant reconnaître dans sa région proximale un vestige des structures de la coquille, qui y viennent mourir graduellement, homogène dans sa partie distale. Tout l'appendice est d'une formation assez tardive : rien ne le fait soupçonner jusqu'au moment où, les cellules nourricières étant en voie de résorption rapide, le chorion s'organise. Les cellules folliculaires s'allongent alors autour de l'extrémité postérieure de l'œuf et il se constitue un diverticule successivement plus élevé dont les parois élaborent l'appendice sous la forme d'une tige axiale pleine, en continuité avec le chorion. Finalement ces cellules hautes dégénèrent et sont résorbées de la même manière que les folliculaires banales, bien qu'elles ne soient pas en relation aussi immédiate avec l'ovoplasme.

Ponte et prise de possession de l'hôte.

Les observations de Townsend nous ont appris que l'œuf est déposé « freely », à un stade avancé du développement embryonnaire, sur de très jeunes chenilles, et que la jeune larve, aussitôt éclose, s'introduit par perforation de la peau.

([1]) Dans un ovariole âgé, les œufs développés empiètent les uns sur les autres et les appendices se montrent en disposition alterne, FIG. 15 *t*.

Il serait intéressant de préciser les conditions de ce dépôt libre, et de définir en particulier le rôle du pédoncule. Le bouton terminal de cet appendice n'a pas la même consistance que la tige; il reste mou et collant, si bien que lorsque l'œuf est abandonné quelque temps dans une eau chargée de particules solides, celles-ci vont aisément s'y fixer. Tout l'appendice rappelle de très près la pièce par laquelle l'œuf des *Œstridæ* est attaché à un poil de l'hôte [1], et d'autre part le contour du chorion lui-même n'est pas adhésif. Il paraîtrait assez naturel [2] que l'œuf fut collé sur l'hôte par l'extrémité de son pédoncule, d'après cet ensemble de circonstances.

Espèces incertæ sedis.

Ceromasia florum Rnd.
Exorista Westermanni Zett.
Microphthalma europaea Egg.
Morinia melanoptura Fall.
Nemoraea pellucida Meig.
Psalida analis Meig.
Siphona cristata F.
Sturmia atropivora R.D.

Les espèces réunies pêle-mêle dans cette liste provisoire ne peuvent être, pour le moment, mieux distribuées, leur appareil reproducteur n'ayant été examiné qu'à un stade jeune, ou dans des conditions de conservation insuffisantes. Beaucoup appartiennent très sûrement à quelqu'un des groupes établis, notamment au VIe, leur classification n'étant plus qu'une affaire de vérification. Quelques-unes présentent des particularités embarrassantes, qui obligent d'attendre un complément de données, avant de définir même approximativement leur type parasitique. Nous nous bornerons à consigner, à propos de celles qui nous sont un peu mieux connues, quelques remarques très sommaires.

---

(1) Voir p. ex. dans le *Text-Book* de Packard (98, p. 518) l'œuf d'*Hypoderma lineata*, dessiné d'après Riley.

On connait chez un grand nombre d'insectes d'autres ordres des œufs pédonculés, mais l'appendice n'y a pas toujours la même signification : tandis que chez les *Chrysopa* (Névropt.) p. ex., c'est un support soyeux en réalité étranger à l'œuf, chez les *Cynipides* (Hyménopt.), c'est une partie de l'œuf atténuée mais creuse, dans laquelle l'ovoplasme peut se prolonger, comme Bugnion (06), d'accord avec d'autres observateurs, l'a fait observer récemment.

(2) D'après un renseignement ultérieur obligeamment communiqué par M. Townsend, l'œuf de *Carcelia* est bien en effet collé par son pédoncule sur la peau de la chenille.

Ceromasia florum. Environ 40 ovarioles multiloculaires dans chaque ovaire; trois spermathèques; glandes accessoires en longs cœcums, rattachées par leur bout à la base de l'ovaire. Utérus postérieur non gravide court, abondamment trachéisé. Conformation apicale de l'abdomen assez spéciale : le pénultième segment très allongé, formé d'un ventrite qui se termine en pointe mousse et d'un dorsite qui finit par se diviser en deux lobes se faisant vis-à-vis ; ces pièces dissimulent et protègent une plaque sous-génitale pointue, chitinisée et les valvules anales; la plaque sous-génitale est poilue et ne semble pas conformée en véritable organe de perforation.

L'œuf, tel qu'on le rencontre dans les ovarioles, quand il y a atteint tout son développement, est médiocrement allongé, un peu moins de trois fois aussi long que large (300 × 110 μ), sensiblement bombé dorsalement, à chorion mince du côté ventral, assez épais et fortement sculpté (polygonage ordinaire) du côté dorsal.

L'espèce, en réalité, ne paraît pas très éloignée de *Blepharidea vulgaris* (Gr. VI) et il est possible que la mouche colle aussi ses œufs, déjà parvenus dans l'utérus à un stade avancé du développement embryonnaire, sur le tégument de l'hôte. Celui-ci est une chenille hérissée de poils et d'excroissances cutanées spinescentes (*Melitæa aurinia* Rott.), qui est envahie de très bonne heure. Il se peut que l'armature semi-cornée de la mouche soit destinée à préparer la place de l'œuf, en écartant ces piquants (?).

Exorista Westermanni. Ovarioles nombreux (55 dans un ovaire) comprenant de très nombreuses chambres ovulaires, dont la grosseur croît régulièrement; trois spermathèques. Glandes accessoires de grandeur médiocre, libres. Utérus non gravide court, encombré de trachées du côté ventral. Œuf probablement microtype (conclu des dimensions fort réduites qu'il présente quand déjà l'élaboration du chorion est très avancée). L'espèce serait à placer dans le groupe II, à côté de *Frontina.*

Microphthalma europæa. Utérus postérieur gravide en organe incubateur d'un type assez spécial. C'est un boudin extrêmement long, convoluté en anses irrégulières, où les œufs, du type allongé, sont ensachés sans ordre.

Psalida analis. A rattacher au groupe IX, div. *A*. La mouche porte à l'extrémité de l'abdomen une pince chitineuse horizontale mandibuliforme, qui ne peut guère avoir que la signification d'un appareil de contention. Il

existe en plus une pièce impaire (mal vue) qui pourrait avoir le rôle de perforateur. L'œuf est très allongé, courbe, à chorion mince.

Siphona cristata. Mouche des plus petites que nous ayons disséquées. Ovaires comprenant 8-10 ovarioles pauciloculaires (4-5 chambres en plus de la terminale). Le développement n'est pas synchrone pour toutes les chambres correspondantes : dès l'éclosion, l'ovocyte le plus ancien a déjà sa grandeur presque définitive dans 2-3 ovarioles, seulement sa demi-grandeur, ou moins encore, dans les autres.



FIG. 17*t*. Appareil femelle de *Siphona cristata*, avant la descente des œufs, d'après une préparation étalée. — Gr. : 8.

Il n'existe que deux spermathèques (seul cas jusqu'ici trouvé, si on met à part les *Conopidæ* où les capsules, d'ailleurs, sont géminées), portées par un pédoncule long et grêle, genouillé, s'élargissant du côté de l'utérus.

Glandes accessoires en sac ovale, à pédoncule long et filiforme.

Utérus postérieur très court à l'état de non-gravidité.

Œuf de dimensions considérables, relativement à la taille de la mouche, mesurant 612 × 238 μ; ovale-allongé, plus convexe d'un côté, obtusément arrondi aux deux bouts, sans face d'assiette, à section transversale ronde et à coquille extrêmement fine partout (se plissant de la même manière sur tout le pourtour, dans les traitements nécessités par l'enrobage).

Les petites larves, quelles que soient les circonstances de la ponte, qui n'a pas été observée, s'introduisent en perforant la peau de l'hôte, une chenille de noctuelle (une seule chenille en a fourni 26). La peau étant digérée par le potasse et soumise à un examen attentif, on retrouve un nombre de cicatrices à peu près égal à celui des parasites, tandis que les stigmates, où l'on pourrait être tenté de voir la porte d'entrée, sont intacts et garnis de détails chitineux plus difficiles à attaquer que la cuticule.

Tout semble indiquer une espèce du groupe VI, très semblable à *Cyrtophlebia ruricola*, mais moins prolifique, confiant à une seule chenille une très grande partie de sa portée.

Il n'est pas inutile de rappeler ici quelques observations de DUFOUR (51), pour qui le genre *Siphona* en bloc est vivipare. C'est *S. cinerea* MEIG. qu'il a disséqué; il y signale un *réservoir ovo-larvigère* (utérus incubateur) qu'il a trouvé » farci de larves «, 2 *orbicelles* (spermathèques) sphéroïdes, et 2 *réservoirs séminaux* (glandes accessoires) ovoïdes; autant de circonstances

qui montrent, entre les deux espèces, une grande ressemblance anatomique et appuient indirectement le classement de *S. cristata* dans le groupe VI.

Sturmia atropivora. Utérus non gravide court. Œuf allongé, à coque sensiblement plus épaisse et à sculpture plus forte du côté dorsal; dans l'eau, où le contenu se plasmolyse, il se forme un pli longitudinal sur la face ventrale et le reste de la coque prend un aspect de navette.

Tout insuffisants qu'ils sont pour permettre un classement définitif, ces caractères excluent avec une rigueur suffisante un certain nombre de groupes et font pencher pour le VIe. Les œufs seraient pondus sur le point d'éclore et légèrement collés sur la peau d'*Acherontia atropos*. On s'explique bien, dans cette hypothèse, que la mouche ayant devant soi une chenille de très forte taille soit poussée par son instinct à lui confier un nombre d'œufs d'ordinaire remarquablement élevé : les exemplaires qui ont servi à nos observations sont sortis au nombre de 44 d'une seule chenille et c'est probablement à cette même espèce que se rapportent les 80 Tachinides obtenus aussi d'un seul *Acherontia* par AUDINET-SERVILLE (MACQUART, 35, II, p. 70).

CHAPITRE II.

Vie parasitique à l'intérieur de l'hôte.

Les procédés mis en œuvre pour l'exploitation de l'hôte ne comportent pas moins de diversité que ceux de l'invasion. Et d'ailleurs il ne faut pas s'attendre à trouver entre les uns et les autres une correspondance nécessaire, si bien qu'à vouloir montrer par ordre comment se comportent les larves des divers groupes, on serait condamné à des répétitions et exposé à des généralisations ou à des restrictions inexactes. Il paraît préférable de signaler les manières d'être observées et d'indiquer, à titre d'exemples, les principales espèces qui les présentent.

A. Vie libre permanente parmi les viscères de l'hôte.

Les renseignements acquis sur la vie parasitique des larves des *Sarcophaginæ* sont encore très incomplets et manquent de précision sur plus d'un

point. Il semble toutefois que ces larves, différentes en cela de celles de la plupart des autres diptères entomobies, vivent librement au milieu des viscères de leur hôte, sans contracter avec eux de rapports spéciaux. Jamais on n'a parlé, à leur sujet, de poche ou gaîne inflammatoire, et si une formation de cette nature avait existé chez les nombreux orthoptères infestés qu'ils ont disséqués, des observateurs aussi avisés que KÜNCKEL (94) et LAHILLE (07) n'auraient sans doute pas manqué de la mentionner.

Personnellement nous avons rencontré quelques cas d'Acridiens d'apparence très normale (*Pachytylus cinerascens*, *Platyphyma Giornæ*), qui, ouverts dans l'eau salée, ont laissé sortir une larve de diptère presque à terme, sans qu'il fut possible de reconnaître à une particularité quelconque la place qu'elle venait de quitter. Ces larves sont demeurées indéterminées, par suite de leur petit nombre et de l'impossibilité d'avoir l'adulte, mais tout porte à croire qu'elles appartiennent bien à des *Sarcophaginæ*, ou à des *Miltogramminæ*.

Le parasitisme ici semble, au premier aspect, le résultat d'une adaptation très simple, en quelque sorte sommaire. Cette adaptation est en réalité assez stricte.

Pour son alimentation la larve utilise uniquement le sang et la graisse de son hôte, non seulement durant la première période de son existence, comme le très grand nombre des muscides parasites, mais jusqu'à sa maturité. Elle est si éloignée du régime carnassier de ses congénères, mangeuses voraces de cadavres de toute sorte, qu'on ne peut lui faire accepter que dans des conditions très particulières même un intérieur d'insecte vivant [1].

Quant à la respiration, tout porte à croire qu'elle s'accomplit, comme l'admet KÜNCKEL, aux dépens de l'oxygène dissous dans l'hémolymphe. La particularité, ici, c'est que cette forme d'échanges gazeux, temporaire chez d'autres larves endoparasites où elle est limitée à leur période de croissance lente, persiste jusqu'à l'abandon de l'hôte. L'appareil trachéen est néanmoins fonctionnel et plein d'air. Les stigmates postérieurs sont même protégés, au rapport de KÜNCKEL, par une disposition spéciale des parties environnantes, qui leur permet de se replier sur eux à la manière de volets en forme de lèvres [2].

---

[1] Les expériences de LAHILLE à ce sujet ont été rappelées plus haut. Des essais dans le même sens tentés sur de robustes larves de *Sarcophaga* divers, extraites de la mère, nous ont conduit au même résultat.

[2] BRAUER et BERGENSTAMM (94, p. 572) nient que les stigmates de ces larves présentent rien de particulier. Cette objection ne porte pas très juste; ce n'est pas le stigmate, mais sa protection extrinsèque qui est en cause.

B. Vie à l'état de suspension par les armatures chitineuses des stigmates postérieurs.

Cette autre forme de vie parasitique est propre, jusqu'ici, aux *Conopidæ.* Nous l'exposerons sommairement d'après l'excellente étude de v. Meijere (04*a*) sur cette famille et d'après nos propres recherches.

La larve du diptère se trouve très généralement, depuis le stade I jusqu'à une période très avancée du stade III, dans un des premiers segments abdominaux de l'hyménoptère, et baigne directement dans son hémolymphe. Elle n'est pourtant pas libre, mais accrochée, par des harpons ou des pièces chitineuses de forme variée, dépendant des stigmates postérieurs, à une forte trachée, ou, plus souvent, à une trachée vésiculeuse. L'adhérence est telle que si l'on retire le parasite pour le placer sur le porte-objet, on constate qu'un lambeau trachéen a été entraîné avec lui. Il semble néanmoins que cette adhérence soit purement mécanique et due à une sorte de pincement de la trachée, non au développement d'une formation inflammatoire.

Peut-être la lésion de la trachée n'est-elle pas suffisante pour déterminer une réaction de cette nature. Peut-être aussi l'inflammation, bien que réelle, est-elle si faible qu'elle se dérobe d'ordinaire à l'observation. On ne peut en être bien surpris quand on porte son attention sur la structure de la trachée vésiculeuse. Sa paroi est une pellicule réduite en quelque sorte à la couche cuticulaire; les cellules qui devraient réagir pour la formation d'une gaîne inflammatoire sont des éléments lamellaires de très large surface, mais d'épaisseur insaisissable.

Nous n'avons pas pu reconnaître avec une entière certitude si la vésicule trachéenne est déchirée, ou simplement pincée. Mais la finesse de sa paroi est telle que, même dans la seconde hypothèse, qui nous paraît répondre suffisamment aux faits, le système respiratoire du parasite ne serait séparé de celui de l'hôte que par une mince paroi; on peut dire par suite que ses échanges gazeux se font avec l'air extérieur.

Son régime est très principalement, si non exclusivement, hémolymphatique. D'une part, en effet, l'armure buccale est proportionnellement très grêle et en général peu chitinisée, beaucoup plus réduite en tout cas que chez les espèces où elle sert manifestement à piocher le corps adipeux; de l'autre, l'épithélium du médiintestin n'est nullement différencié en organe de réserve, comme chez les espèces adipophages.

C. Vie à l'état de fixation contre un soupirail primaire cutané.

Chez la plupart des larves de diptères entomobies, les échanges respiratoires se font directement avec l'air gazeux, soit avec l'air extérieur, à travers un *soupirail cutané* pratiqué dans la peau de l'hôte, contre lequel s'appliquent les stigmates postérieurs, soit avec l'air contenu dans le système trachéen de l'hôte, à travers un *soupirail trachéen*. Ce dernier est toujours une lésion postérieure en date à l'introduction du parasite dans la cavité générale et due à une action exercée de dedans en dehors : c'est un *soupirail secondaire*. Quant à l'orifice cutané, il peut bien devoir son origine à des circonstances analogues et constituer un soupirail secondaire, mais il arrive aussi que le trou de pénétration, dû à une action exercée de dehors en dedans, soit utilisé comme ouverture ventilatrice, et c'est alors un *soupirail primaire*.

Dans tous les cas, l'épithélium chitinogène réagissant à l'excitation qui résulte de la lésion et du contact continu du parasite, il se développe autour de celui-ci, à partir des lèvres du soupirail, une poche plus ou moins complète, plus ou moins compliquée aussi dans sa structure par l'adjonction de parties étrangères, qui le maintient en place. Cette gaine de fixation présente toujours la même structure fondamentale, mais on y remarque néanmoins des particularités tenant au mode de formation du soupirail; il convient donc de distinguer les gaînes primaires et les gaînes secondaires, celles-ci pouvant être cutanées ou trachéennes, les premières étant nécessairement cutanées.

Vivent contre un soupirail primaire : 1° un certain nombre d'espèces du groupe I (*Ptychomyia selecta*, *Tricholyga major*, *Winthemyia 4-pustulata*), 2° toutes celles des groupes IV et V dont nous avons pu étudier les premiers états (*Echin. fera, Erig. consobrina*, *Pellet. prompta*, *Bigon. setipennis*).

L'utilisation du trou d'entrée en guise de soupirail tient probablement, de la part de la larve, à des exigences respiratoires particulièrement strictes. Moins bien adaptée que d'autres à l'emploi de l'oxygène dissous, elle ne se laisse pas tomber dans la cavité générale, mais maintient ses stigmates en rapport avec l'extérieur, se contentant, une fois franchies les couches dures de la cuticule, de pousser devant elle les parties molles : strates cuticulaires en formation et épithélium. Il est même à noter que chez plusieurs espèces

elle rampe superficiellement, entre l'épithélium et les strates cuticulaires anciennes, FIG. 83 [1].

A mesure que le parasite grandit, la gaîne constituée par cette soulevure se distend et prend l'aspect d'une formation pathologique d'épaisseur assez inégale suivant les régions, de structure souvent désordonnée, où l'on distingue néanmoins une couche cuticulaire interne, en contact immédiat avec le parasite, et une couche chitinogène externe. La partie cuticulaire est plus développée dans la région proximale, où elle prend le plus souvent, du moins lorsque l'hôte est une larve, un état de chitine cornée, et est visible par transparence sous la forme d'une cupule basale. La teinte brun noir, caractéristique des formations cuticulaires pathologiques, n'est d'ailleurs pas limitée à la cupule. De très bonne heure elle envahit les lèvres du soupirail et se diffuse autour de lui en une tache qui s'étend excentriquement, du côté qui correspond à l'orientation du parasite.



FIG. 18 *t*. Larve II de *Pelleteria prompta* dans une gaîne primaire presque complète. Gr. appr. : 8.

c b, cupule basale ; — *l*, limite antérieure de la gaîne au-delà de laquelle apparaissent les premiers anneaux de la larve; — o, orifice d'entrée (soupirail 1re) dont les lèvres se continuaient avec le tégument de la chenille.

La forme de la gaîne se modifie progressivement. Dans un grand nombre de cas, le parasite ne s'enfonçant que relativement peu au-dessous de l'orifice d'entrée, la cupule basale, dont la partie évasée correspond à son arrière-train, prend la forme d'un tronc de cône, FIG. 18 *t*, ou d'un cornet. D'autres fois le parasite s'enfonce davantage et la cupule, peu chitinisée lorsque l'hôte est un insecte adulte, s'allonge derrière lui en un col cylindro-conique pouvant conserver quelque temps la largeur du trou d'entrée et demeurant plein d'air à la manière d'une trachée, FIG. 19 *t*, *s r*. C'est cette variante de la cupule basale qui répond proprement au *siphon respiratoire* de KÜNCKEL (79) [2].

(1) Ce processus est, pour le fond, celui qui a été attribué par BARTHÉLEMY (57) à une larve indéterminée de Tachinaire. Dans notre étude sur le *Thrixion* (98), nous avions cru pouvoir élever des doutes sur sa vraisemblance, sous prétexte que la larve devait tomber si elle perçait vite, et se dessécher sur place si elle allait trop lentement. Les faits que nous avons pu constater depuis se sont chargés de nous montrer la faiblesse de l'objection.

Le danger de dessiccation semble bien exister, mais il y est admirablement pourvu, pour les larves du groupe I par le soin qu'elles prennent de percer à côté de la coque et en ne l'abandonnant que progressivement, et pour celles du groupe IV par une adaptation particulière à la vie à l'air (accidents tégumentaires formant carapace).

(2) Le siphon décrit par KÜNCKEL au sujet du *Gymnos. rotundatum* appartient à une gaîne secondaire.

La direction générale se modifie aussi. Lorsque le parasite est entré perpendiculairement (*Winthemyia*), il ne tarde pas à s'infléchir pour se placer parallèlement à la peau. S'il est entré en rampant sous la cuticule, il s'enfonce bientôt en prenant une direction d'abord perpendiculaire, puis parallèle, le col contourné de la cupule retenant dans chaque cas la trace des diverses orientations qu'il a eues. Dans le cas de *Bigonichaeta setipennis*, notamment, ce col peut être courbé en U, ce qui implique un retournement complet de la larve.

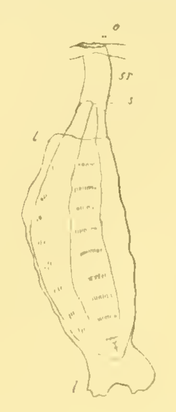


Fig. 19*t*. Larve I de *Bigonichaeta setipennis* vue par transparence dans une gaine primaire complète. Gr. appr. : 35.

l l, lobe adipeux de la forficule happé par le parasite et contribuant à former la gaîne; — *o*, orifice d'entrée percé dans un intersegment de la forficule et servant de soupirail Ire; — *s*, stigmates postérieurs du parasite; — *s r*, partie proximale de la gaîne se remplissant d'air à mesure que le parasite avance (*siphon respiratoire* de Künckel).

En tout cas, la forme de la cupule dépend, semble-t-il, à la fois de l'hôte et du parasite. Différente pour divers parasites d'un même hôte, elle présente aussi des différences au moins secondaires pour un même parasite hébergé par divers hôtes. Chez le *Macrothylacia rubi*, p. ex., la cupule formée autour de *Tricholyga major* montre une exubérance de développement et une irrégularité de formes que nous ne lui avons pas vue quand le même parasite vit chez d'autres chenilles, et qui lui donnent l'aspect d'un dépôt désordonné de chitine cassante, comme granuleuse.

La partie de la gaîne située en avant de la cupule demeure souple et extensible. Elle se moule exactement sur le corps du parasite dont, souvent, elle laisse voir par transparence les contours et les principaux détails chitineux. Elle est toujours de couleur pâle, blanchâtre ou jaune sale. Il n'est pas rare d'y remarquer, surtout lorsque le parasite est âgé, des parties irrégulièrement épaissies, ou faisant saillie sous forme de lobes loqueteux. Fréquemment aussi elle est compliquée par l'englobement de trachées, de muscles, de lobes adipeux entrés en dégénérescence à la suite d'une lésion directe ou du simple foulage (*Winthemyia*). Son état, à l'extrémité distale, est très variable même pour un même hôte et un même parasite. Elle paraît quelquefois fermée, principalement quand le parasite est jeune, mais d'autres fois elle laisse libres, en nombre plus ou moins considérable, les segments antérieurs du corps.

Les deux mues ordinaires de la larve parasite s'effectuent à l'intérieur de la gaîne primaire. Les dépouilles sont difficiles à retrouver lorsque la

cupule sombre est très développée. Chez *Ech. fera* la dépouille exuviée dans la première mue se rencontre, sous la forme d'une loque chiffonnée, reconnaissable à ses accidents chitineux, dans la région proximale; celle de la seconde se partage, au moins dans quelques cas, en une partie antérieure rejetée latéralement, à un niveau situé beaucoup plus distalement, et en une partie postérieure qui se ramasse en forme de cravate autour du segment stigmatifère de la larve, sans se coller à la gaîne. Chez *Bigonichæta*, les dépouilles ne se chiffonnent pas, mais demeurent à peu près en place, dans un état d'extrême distension, comme une doublure interne de la gaîne; la première, située dans le col de la gaîne, est si bien conservée que ses accidents chitineux s'y présentent à peu près comme chez la larve en place, FIG. 19*t*, avec cette différence pourtant que l'armature buccale y est renversée.

A côté des mues du parasite il convient de mentionner celles de la gaîne.

Lorsque l'hôte est une larve infestée de bonne heure, il n'est pas rare qu'elle fasse une, ou même plusieurs mues, tandis que le parasite pend intérieurement de sa peau. La gaîne, qui est au fond une invagination cutanée, subit le sort des invaginations de cette nature, telles que les trachées : la région proximale de sa partie cuticulaire est détachée et emportée par la dépouille générale. Il y a entre les deux cas cette différence que, tandis que la partie distale de l'armature trachéenne est résorbée sur place, très tôt après la mue, celle de la gaîne semble demeurer; en d'autres termes, la région proximale seule est soumise à la mue.

Le phénomène a pour conséquence immédiate un agrandissement très sensible du soupirail. D'imperceptible qu'il était, chez une chenille de *Brotolomia meticulosa* infestée par un jeune *Echinomyia fera*, il devient subitement très visible à l'œil nu et laisse voir sous la loupe tout l'arrière-train du parasite.

L'accident, quand il ne se complique pas, n'a rien que de favorable à celui-ci, puisqu'il tend, en élargissant la gaîne, à lui permettre de se rapprocher de la surface et de respirer plus librement; mais il comporte des irrégularités qui ne sauraient d'ailleurs surprendre, dans une formation pathologique.

La mue dont il s'agit suppose un décollement annulaire longitudinal, séparant les couches chitineuses anciennes des couches plus jeunes, et une rupture transversale séparant le tronçon exuvié de celui qui reste. Or, il arrive que, les couches anciennes résistant à la rupture, ce sont les couches cuticulaires molles et l'épithélium sous-jacent qui cèdent, et alors toute

la gaîne est entraînée en même temps que le parasite qu'elle renferme. Telle est du moins l'explication la plus obvie du fait qui suit. Une chenille parasitée par deux *Echinomyia fera*, bien reconnaissables à l'aspect des soupiraux, étant venue à faire sa dernière mue et à se chrysalider, on a vainement attendu l'apparition de symptômes ultérieurs manifestant la présence des parasites, et finalement l'autopsie montra qu'ils n'existaient plus. La cuticule portait seulement, à la place des soupiraux, deux cicatrices froncées.

Au point de vue des emprunts nutritifs, il convient de séparer les parasites de larves des parasites d'adultes.

Les parasites de larves traversent trois périodes de durée inégale et variable suivant les espèces, durant lesquelles ils sont successivement *plasmophages*, *hémo-stéatophages*, *hémo-stéato-sarcophages*.

La plasmophagie correspond à l'état clos de la gaîne : le parasite étant isolé des viscères de l'hôte par une cloison épithéliale, ne peut utiliser que le liquide interstitiel (plasma hémolymphatique) qu'elle lui transmet par filtration physiologique. Il n'attaque pas les matériaux de cette cloison pour s'en repaître. Il la perfore, il est vrai, de bonne heure, dans la région qui correspond à son armure buccale, mais c'est pour atteindre directement le sang et le corps adipeux.

L'attaque directe de cette dernière formation survient toujours de très bonne heure, bien qu'à une époque variable. Tant que le parasite est peu développé, les lésions demeurent imperceptibles par voie d'observation directe ; on peut toutefois reconnaître la nature du régime au contenu intestinal et à une différenciation très spéciale des cellules épithéliales de l'intestin moyen, qui en fait de véritables cellules adipeuses. Plus tard on trouve dans la zone accessible au parasite des lobes visiblement déchiquetés, souvent réduits à des loques suspendues aux trachées, ou bien l'hémolymphe se montre très chargée de gouttelettes graisseuses mises en liberté par la déchirure des cellules.

A une époque impossible à fixer morphologiquement, remarquable en tout cas au point de vue physiologique, vers la fin du troisième stade, il survient une suractivité d'alimentation très marquée, liée à la dernière maturation du parasite, ou soit au développement rapide de ses organes larvaires et à son approvisionnement en réserves en vue de la nymphose. Le sang et la graisse en nature ne lui suffisant plus, il devient alors franchement sarcophage, mais il ne tarde pas à abandonner le soupirail et à sortir de la gaîne de fixation.

Les parasites d'adultes, tels que *Bigonichæta*, paraissent être exclusivement hémo-stéatophages, encore absorbent-ils relativement peu de graisse.

D. Cas d'un séjour temporaire à l'état de vie errante dans la cavité générale, ou de vie sédentaire dans un organe particulier.

Chez un très grand nombre d'espèces la larve vit, durant une période plus ou moins prolongée de son existence entomobie, sans rapport direct avec l'extérieur. On la rencontre alors dans deux conditions différentes : libre parmi les viscères de l'hôte, ou fixée et comme encapsulée dans un organe particulier.

1. Vie errante.

Les espèces que nous avons observées libres appartiennent au groupe I : *Gymnosoma rotundatum*, *Meigenia floralis*, *Thrixion Halidayanum;* au groupe II : *Ceromasia rufipes, Tach. V.;* au groupe VI : *Blepharidea vulgaris*, *Hyria tibialis*, *Uclesia fumipennis*. On ne tient compte, pour dresser cette liste, que d'observations répétées, ayant permis de vérifier qu'il s'agissait bien d'un séjour prolongé, non d'un simple passage d'une station à une autre.

Les espèces du groupe I offrent ce genre de vie depuis la pénétration chez l'hôte jusqu'au voisinage de la première mue. *Ceromasia rufipes* est libre encore durant son deuxième stade, qui est remarquablement prolongé, mais il n'est pas sûr que cet état ne soit pas précédé d'un séjour intraorganique. Pour *Tach. V.*, la vie libre ne correspond qu'à la dernière période du stade I, période d'ailleurs prolongée et durant laquelle le parasite grandit très sensiblement. Les espèces du groupe VI, enfin, à en juger par *Uclesia*, sont libres durant la plus grande partie du stade I et il semblerait que telle soit leur condition de vie dès leur pénétration dans le corps de l'hôte ; cependant l'existence d'une station intraorganique suivant immédiatement l'entrée n'est pas exclue avec une entière rigueur.

Dans cet état, qui peut se prolonger plusieurs mois *(Ceromasia*, *Uclesia)*, mais durant lequel le métabolisme est paresseux, le parasite respire l'oxygène dissous dans le plasma hémolymphatique et se nourrit de sang et de graisse, très principalement de sang. La croissance peut être assez accentuée, mais les organes internes se développent peu, surtout le corps adipeux; l'organisme, qui est remarquablement transparent, se présente comme un sac où flottent, dans une masse de plasma hémolymphatique hyalin, des

organes largement espacés et faits, en quelque sorte, du minimum d'éléments anatomiques (*Tach. V.*).

2. Vie intraorganique.

Parmi les organes dans lesquels on trouve le parasite, quelques-uns doivent être considérés comme des organes manifestes d'élection : les centres et les gros cordons nerveux, les muscles tégumentaires, l'intestin; d'autres ne sont peut-être que des lieux de séjour accidentels, pouvant tout au plus suppléer le véritable site d'élection, et en tout cas n'ont pas été l'objet d'observations assez répétées pour qu'on puisse reconnaître leur véritable caractère. On peut énumérer dans cette deuxième catégorie le corps adipeux, les gonades, les glandes salivaires.

Séjour dans un organe nerveux. — Les ganglions cérébroïdes de préférence, et à leur défaut les ganglions sous-intestinaux, les connectifs et les gros troncs transversaux des nerfs périphériques, tels sont les organes où vont se loger, dès leur arrivée dans la cavité générale, certaines espèces du groupe II : *Crossocosmia sericariæ* (Sasaki), *Gonia atra, Tach. V.* Cet habitat constitue sans doute, après le processus d'invasion de l'hôte, le trait le plus curieux de leur parasitisme.



Fig. 20 *t*. Cerveau d'une chenille de *Chondrostega Vandalicia* logeant une larve I de *Tach. V.* Gr. : 30.

c, commissures latérales du collier œsophagien; — *gn*, ganglion cérébroïde gauche, normal; — *g t*, ganglion cérébroïde droit, très tuméfié; — *p*, parasite.

Les faits se présentent chez *Gonia* et *Tach. V.* comme chez l'espèce japonaise. Dans le cas d'un seul parasite, c'est généralement le cerveau qui est infesté dans les conditions reproduites fig. 20*t*. La larve habite une logette située superficiellement, dans la zone claire sous-névrilématique qui entoure immédiatement les cellules nerveuses sombres, mêlées chez plusieurs chenilles de cellules de soutien pigmentées. La loge est complètement close, le névrilème se refermant très tôt derrière le parasite, dès que celui-ci est parvenu à une profondeur suffisante. Le lobe intéressé s'hypertrophie d'ordinaire dans toutes ses parties, sans que la réaction se transmette au lobe symétrique.

Dans le cas de nombreux concurrents, ils peuvent s'accumuler côte à côte non seulement dans les ganglions cérébroïdes, mais aussi dans les ganglions ventraux, ou se distribuer en chapelet dans les cordons nerveux, fig. 53. Le site adopté alors n'est déterminé que par la nécessité de se loger. Ils peuvent pénétrer

en pleine substance nerveuse et amener des déformations extérieures rendant l'organe méconnaissable. La mort de l'hôte parait être la suite nécessaire d'une infection trop généralisée.

Le séjour dans l'organe nerveux est limité à la première période du stade I. Chez *Tach. V.*, la seule espèce que nous ayons pu suivre un peu plus exactement, à ce point de vue, la larve primaire devient libre dans la cavité générale bien avant d'avoir atteint la moitié de la taille qu'elle aura lors de la mue. L'invasion de l'hôte par les voies digestives n'étant pas compatible avec une taille comparable à celle de la généralité des autres Tachinaires, les larves de ce groupe se trouvent condamnées, tout d'abord, à une gracilité et à une délicatesse particulières; un stage intraganglionnaire est sans doute destiné à leur assurer, tandis qu'elles se fortifient, une protection plus complète et, en général, de meilleures conditions de vie. Mais ce stage n'aurait pu se prolonger sans compromettre l'existence de l'hôte et par suite celle même des parasites.

Ces remarques amènent à poser la question de savoir si un stage intraganglionnaire est invariablement lié à la pénétration par l'intestin. Les données d'observation sont encore trop incomplètes pour permettre une réponse catégorique. Les faits semblent jusqu'ici indiquer que les parasites trouvés dans les organes nerveux étaient entrés par l'intestin; mais il ne parait pas aussi sûr que tout parasite entré par l'intestin passe par un stage intraganglionnaire. Nous allons voir, en effet, qu'un séjour dans un autre organe parait en tenir lieu pour quelques espèces.

Séjour dans un muscle cutané. — Une espèce du groupe II, *Sturmia pupiphaga*, et une autre du groupe V, *Cyrtophlebia ruricola*, se logent dans l'épaisseur d'une fibre musculaire du système cutané. Si on attribue à cette fibre la valeur d'une grande cellule multinucléée, on a donc affaire à ce cas particulièrement intéressant dans l'histoire des rapports parasitiques, d'un parasite aussi élevé en organisation qu'un insecte, logé dans une cellule de son hôte.

La fibre envahie, tuméfiée d'abord localement, puis totalement, est bientôt transformée en un sac à parois minces — sarcolemme et membranes trachéolaires —, qui se distend à mesure que le ver grandit et dont la nature serait indéchiffrable, à partir d'un certain degré de dégénérescence, si l'on n'était guidé par les stades moins avancés. Cette poche n'est abandonnée qu'à la fin du stade I (*Cyrtophlebia*), ou même du stade II (*Sturmia*).

Nous avons vainement cherché à nous rendre compte si, dans le cas de cette dernière espèce, le séjour intramusculaire était précédé d'un séjour intraganglionnaire. Il semblerait plutôt que l'un tienne la place de l'autre.

Séjour dans l'intestin. — Il a été remarqué plus haut que la larve de *Compsilura* sûrement, et probablement aussi celle des autres espèces du groupe VI passent toute leur existence entomobie dans l'intestin de l'hôte.

Cet habitat d'élection diffère des deux précédents sur deux points entre autres. Il ne s'agit plus d'un site où la larve se transporte d'elle-même, mais d'un organe où elle est passivement introduite; il ne s'agit plus d'un organe massif, dont les tissus lui forment une logette close, mais d'un organe tubuleux à la paroi duquel elle semble se tenir accrochée par des moyens mécaniques dont la mise en jeu dépend de sa spontanéité : tantôt nous l'avons trouvée libre, même au stade I, dans une anfractuosité épithéliale, tantôt elle adhérait si fortement, par la région stigmatique, qu'on ne pouvait l'extraire sans qu'elle entraînât un lambeau de la paroi épithéliale.



FIG. 21 *t*. *Compsilura concinnata*, stigmates postérieurs et harpons péristigmatiques de la larve I Gr. : 300.

h a, harpon préstigmatique, pair; — *hp*, harpon rétrostigmatique, impair : — *p s*, plaque stigmatique; — *t s*, terminaisons sensitives, en doigt ou en ponctuation aréolée; — *A B*, ligne horizontale suivant laquelle la peau se replie sur les stigmates en formant deux lèvres prenantes.

L'accrochage facultatif est principalement réalisé au moyen d'un système de harpons chitinisés, situés respectivement en avant et en arrière de la ligne horizontale définie par le bord postérieur des stigmates. Au stade I ces harpons, au nombre de trois, sont situés deux en avant, un en arrière, FIG. 21 *t*. Les antérieurs, plus grêles, ont la forme d'un hameçon dont la tige, située longitudinalement et adhérente, forme la base par laquelle l'organe prend appui sur la cuticule, tandis que le crochet devient libre et se dirige en avant. Le harpon postérieur, plus robuste dans son ensemble et en forme d'ancre, peut être considéré comme résultant de la soudure de deux hameçons et a ses crochets dirigés en sens inverse des antérieurs. On conçoit que, suivant une tendance fréquemment observée chez les larves dont il s'agit, la peau se relève de part et d'autre de la ligne *A B*, en formant deux mors de pince susceptibles de saisir l'épithélium de l'hôte et d'y fixer le parasite. Au IIe stade les harpons sont remplacés par trois forts nodules cornés, dont les antérieurs sont assez informes, anguleux, le postérieur gardant encore des indices de duplicité et tridenté du côté des stigmates. Au stade III il n'existe plus de harpons proprement dits, mais un

semis de fortes spinules de direction opposée, formant par leur ensemble trois râpes, deux préstigmatiques et une poststigmatique.

Séjour dans un lobe adipeux. — On observe assez fréquemment dans ces formations des larves qui, d'ordinaire, habitent les ganglions ou les muscles cutanés : larve primaire de *Sturmia pupiphaga* (chenille envahie à l'état libre) et de *Gonia atra* (parasitation provoquée). Nous y avons trouvé aussi la larve secondaire de *Ceromasia florum*, dont les conditions normales d'habitat sont insuffisamment connues, mais qui semble vivre plutôt à l'état de liberté.

Il s'agit, dans tous ces cas, d'une situation rigoureusement intraorganique, le parasite pénétrant dans l'épaisseur de la lame adipeuse, laquelle se referme derrière lui. Sa présence détermine une tuméfaction croissante de la lame et finalement sa transformation en une poche à parois minces, très semblable pour l'aspect extérieur à une poche de nature musculaire.

Ebauches génitales. — La larve primaire de *Sturmia* s'y est montrée à diverses reprises, dans des conditions qui reproduisent à peu près celles de l'habitat intraganglionnaire; la larve primaire d'*Hyria*, une fois.

Glandes séricigènes. — Nous ne pouvons relever, sur cet habitat assez singulier, qu'une observation demeurée isolée et relative à une larve non déterminée, parasite de la chenille de *Chondrostega Vandalicia*. Cette larve était logée dans l'épaisseur même del'épithélium glandulaire, entre l'intima et une couche résiduelle de cytoplasme. Elle était très petite, mais possédait néanmoins l'armure buccale double qui ne s'observe, dans la très grande généralité des Tachinaires, qu'au stade II.

Raison de la localisation intraorganique du parasite ; régime correspondant.

Pourquoi le parasite s'établit-il de préférence dans les organes énumérés et quel est son régime alimentaire durant son séjour intraorganique ?

La réponse à ces questions ne peut être cherchée dans une sorte d'alimentation raffinée, pour laquelle l'hémolymphe, p. ex., serait insuffisante. Ce n'est point pour se nourrir de substance nerveuse que les espèces ganglionicoles gagnent les centres nerveux. Cette idée, acceptée par Sasaki (86), a contre elle le fait que le parasite ne pénètre pas, d'ordinaire, très profondément dans le ganglion et n'y exerce pas d'autres ravages directs que ceux qui sont nécessaires pour le creusement d'une logette simplement capable de le contenir [1].

[1] On est frappé, quand on examine un cerveau de chenille infesté, de l'immobilité relative du parasite, surtout de l'immobilité de son armure buccale. Elle contraste fortement avec l'allure bien connue d'un jeune asticot attablé à un tissu animal dont il se repaît.

Ce n'est pas davantage pour la substance contractile comme telle que les espèces musculicoles se logent dans une cellule musculaire : une première cellule vidée la larve passerait à une autre. Ce n'est même pas la graisse qui est avant tout visée, lorsque le parasite se met dans l'épaisseur d'une lame adipeuse : on en a la preuve dans le fait qu'il reste en place, distendant sa logette en une poche à mince paroi, au lieu de miner, comme font p. ex. des larves de *Phytomyza*, mangeuses de parenchyme, qui se sont introduites dans l'épaisseur d'une feuille.

Le cas de l'intestin paraît tout d'abord moins aisé à trancher dans le même sens. Pourtant, si on limite la question à la période de jeunesse où le parasite est comparable aux espèces précédentes, période antérieure à l'apparition de conditions nouvelles dues aux phénomènes d'inflammation et de dégénérescence, les lésions directes que l'on observe sont trop insignifiantes pour faire supposer qu'il se nourrit, au moins principalement, des cellules épithéliales.

Ces mêmes remarques s'étendent aux gonades.

Dans tous ces organes — nous laissons de côté le cas à peine entrevu de la glande séricigène — le parasite se nourrit très approximativement comme les cellules mêmes d'un organe massif, des plasmas interstitiels que les parois de sa logette laissent filtrer jusqu'à lui. Son régime est avant tout une sorte de *plasmo-* ou de *lymphophagie*. A quoi il faut ajouter, sans doute, l'utilisation du magma résultant de la dégénérescence des éléments mortifiés. On ne peut guère s'arrêter, dans le cas des parasites intestinaux, à l'idée d'une intervention des substances végétales solubilisées par l'épithélium digestif de la chenille; ce serait supposer ces parasites phytophages.

Le régime exclu, la raison d'être des habitats intraorganiques ne peut guère être cherchée que dans une protection plus complète et des conditions respiratoires meilleures. Déjà, à propos du *Thrixion* (98), nous avions cru pouvoir interpréter par là le choix d'une place pour le percement d'un soupirail cutané; mais le principe a une plus grande extension et peut, semble-t-il jusqu'ici, être considéré comme une loi valable pour tous les sites d'élection.

Il est clair que le parasite, une fois parvenu dans le cerveau, ou dans le testicule, y bénéficie des protections de toute sorte assurées à des organes d'une importance majeure : protections anatomiques, le garantissant contre les compressions ou les frottements; protections physiologiques, pourvoyant abondamment à sa nutrition et à sa respiration.

Or, ce sont les protections respiratoires qui se montrent particulièrement remarquables dans les organes le plus nettement caractérisés comme lieux d'élection ; il paraît naturel de leur reconnaître une part prépondérante dans le déterminisme de la localisation.

S'il s'agit des centres nerveux, on sait en gros qu'ils sont luxueusement desservis par le système trachéen (1). En plus de très nombreuses branches superficielles qui leur sont communes, à la richesse près, avec la généralité des organes, ils en reçoivent de profondes, qui sillonnent en tout sens leur épaisseur et fournissent en quelque sorte directement à tous les éléments anatomiques. Mais il convient de rappeler surtout les nombreuses cellules trachéolaires dont l'importance comme facteurs histologiques et comme organes respiratoires mérite d'arrêter particulièrement l'attention.

De telles cellules ont été signalées dans les centres nerveux des insectes, des diptères notamment, par BAUER (04). Chez les chenilles, qui nous intéressent ici plus directement, puisqu'elles sont les seuls hôtes connus des Tachinaires ganglionicoles, elles siègent très profondément, sous la zone des cellules nerveuses. On remarque aisément leur noyau de très grande taille, à chromatine finement morcelée, à forme générale souvent très anfractueuse, ou offrant même des perforations de part en part qui livrent passage à des trachéoles et à un îlot de cytoplasme, FIG. 22 *t* (2). La masse centrale du cytoplasme, la seule partie du corps cellulaire qu'on puisse individualiser sur les coupes, est très finement granuleuse et perforée de trachéoles de calibre varié.



FIG. 22 *t*. Partie centrale d'une cellule trachéolaire intracérébrale à noyau troué de *Malacosoma Neustria* L. Gr. appr. : 1100.

c, cytoplasme ; — *n*, noyau ; — *te*, trachéoles extérieures au noyau, intéressées sous diverses incidences ; — *tp*, trachéoles perforantes.

(1) BENEDICENTI (95) a fait remarquer, à propos du système nerveux central de *Bombyx mori*, que les trachées y abondent au point d'en rendre l'étude difficile.

(2) Cette disposition, qui semble nouvelle dans l'histoire des cellules trachéolaires et qui constitue de toutes façons une curiosité cytologique, se présente comme un état limite de la forme anfractueuse, correspondant à l'exagération d'une cavité et à la soudure des bords venus en contact ; on trouve toute la suite des intermédiaires.

Un rapprochement avec le noyau troué des leucocytes n'est pas illégitime et il paraît plus rationnel d'interpréter la genèse de celui-ci par un processus analogue (l'anfractuosité servant de point de départ correspondrait ici à la sphère) que par l'invagination si souvent invoquée de la membrane.

Une circonstance à souligner c'est que ce protoplasme trachéolaire, qu'il soit massé autour du noyau ou qu'il s'étende sous la forme d'un mince revêtement autour des trachéoles, quand elles deviennent libres, paraît être doué de propriétés réductrices et spécialement adapté aux échanges respiratoires [1]. On est donc fondé à apprécier d'après l'abondance des trachéoles et des éléments trachéolaires l'approvisionnement respiratoire d'un organe. Il n'en faut pas davantage pour expliquer la parasitation élective des centres nerveux et des gros cordons qui s'en détachent [2].

Après ceux des centres nerveux, on ne trouverait aucun autre élément anatomique aussi riche en canaux aérifères que ceux du système musculaire cutané. Ces fibres, appelées à fournir durant la vie de l'insecte une si forte somme de travail, reçoivent individuellement un ou plusieurs troncs qui se ramifient en rampant à leur surface et se continuent même, d'après CAJAL (90), sous le sarcolemme et entre les colonnettes contractiles, en un réseau de capillaires trachéens [3].

E. Vie à l'état de fixation contre un soupirail IIe, cutané ou trachéen, ou contre un stigmate, succédant à une période de vie errante, ou de vie intraorganique.

A une époque un peu variable avec les espèces, en général aux approches de la Ie mue, quelquefois plus tard (*Ceromasia rufipes*, *Sturmia pupiphaga*), le métabolisme devenant plus intense la larve cherche à mettre et à maintenir ses stigmates postérieurs en rapport avec l'air gazeux. Qu'elle soit demeurée errante jusqu'alors, qu'elle vienne d'abandonner un organe de première élection, ou même sans l'abandonner (*Compsilura*), elle perce un soupirail IIe, cutané ou trachéen, et y maintient ses stigmates, ou du moins elle les applique contre un stigmate de l'hôte. Son régime, dans ces divers cas, est le même que dans la fixation contre un soupirail Ire.

---

(1) HOLMGREN (96) a cru pouvoir rapprocher les attributs chimiques du protoplasme trachéolaire de ceux des hématies des vertébrés. Nos observations sur l'aptitude aux colorations vitales, chez les cellules trachéolaires et les cellules de la vésicule rectale (manifestement respiratoires) de certaines larves, sont d'accord avec cette idée générale.

(2) Les connectifs de la chaîne nerveuse et les gros troncs nerveux en général participent à la riche trachéisation des centres, du moins pour ce qui est des trachéoles superficielles.

(3) Longtemps il nous a été impossible de vérifier cette donnée, mais des particularités comme celle indiquée FIG. 86, *tr*, paraissent confirmer son exactitude.

I. Soupirail II[e] cutané (Carcelia, Ceromasia rufipes, Cyrtophlebia ruricola, Meigenia floralis, Thrixion, Uclesia).

Il peut être percé en un point quelconque (*Meigenia*) lorsque l'hôte est une larve paresseuse, chez laquelle toutes les régions tégumentaires sont sensiblement équivalentes pour les avantages offerts. Mais d'ordinaire il occupe une place choisie : chez les chenilles, souvent le voisinage d'un stigmate (*Carcelia*, *Uclesia*, FIG. 90), ou d'une glande répugnatoire (*Carcelia*) [1], ou la région dorsale (*Cyrtophlebia*) [2] ; chez un insecte adulte, une région plus mince et correspondant à une place plus libre intérieurement, comme la peau du cou des forficules (*Ceromasia rufipes*), ou celle des flancs dans le cas des phasmes (*Thrixion*).

Toutes les données objectives que nous avons pu recueillir sur l'acte même du percement tendent à confirmer qu'il est effectué dans un mouvement de recul, comme nous avons eu l'occasion de le signaler pour *Thrixion* (98) et *Meigenia* (02). Grâce à des mouvements vermiculaires qui refoulent le sang d'avant en arrière, la région stigmatique du parasite fonctionne comme un piston poussé hydrauliquement, dont l'effet est nécessairement augmenté par la morsure des nodules ou denticules chitineux péristigmatiques. Successivement les tissus mous et les strates cuticulaires jeunes sont usés et la couche externe de chitine dure finit par éclater légèrement. L'ouverture ainsi pratiquée est souvent d'une extrême petitesse et irrégulière. Jamais nous n'avons pu constater une intervention de l'armure buccale. D'ailleurs on se figure mal la petite larve allant donner un coup de stylet à la peau de l'hôte, et se retournant pour mettre ses stigmates contre la piqûre. Jamais, non plus, nous n'avons vu perler une goutte de sang, même par un soupirail frais, ce qui ne s'explique bien que si l'instrument perforant demeure contre l'ouverture.

Il se pourrait néanmoins que la perforation elle-même fut précédée de manœuvres préliminaires où interviendrait l'armure buccale. Plus d'une fois, dans le cas de *Uclesia*, nous avons observé au voisinage de la jeune larve des formations arrondies, pédicellées, qui se révélaient à l'observation microscopique comme des fibres musculaires coupées et tombées en dégénérescence, adhérant encore à leur point d'insertion par une partie à structure mieux conservée et identifiable. Cette destruction de muscles autour

(1) Se trouve à peu près indifféremment près d'un stigmate, latéralement, ou dorsalement près d'une des cornicules exsertiles d'*Euproctis chrysorrhoea*.

(2) Le plus souvent à côté de la grande bande jaune de la chenille de *Spintherops*.

de l'endroit choisi pour le percement du soupirail ne serait-elle pas commandée par une impulsion instinctive et imputable à l'armure buccale? Le parasite, en tout cas, en tire avantage : la peau de la chenille étant de ce fait paralysée localement, il est à l'abri des compressions qui pourraient résulter de ses plissements.

Tandis que s'effectue l'opération du forage, l'épiderme lésé réagit autour du parasite et les bords de la plaie s'étendent sur lui en l'emprisonnant dans une gaîne plus ou moins fine. Cette gaîne IIe a les mêmes caractères fondamentaux que la gaîne I^e^. Comme celle-ci elle est souvent compliquée par l'adjonction de muscles, de trachées, de lobes adipeux en dégénérescence. Souvent, en effet, le parasite est déjà niché dans un lobe adipeux quand il commence à pousser contre la peau de l'hôte (*Meigenia*) et les muscles cutanés forment une couche trop continue pour ne pas être fréquemment intéressés, aussi bien que les trachées qui les desservent (*Uclesia*).

Le cas, observé chez *Thrixion*, d'une gaîne réduite à un simple bourrelet, demeure jusqu'ici isolé. Le plus souvent cette poche forme une enveloppe qui paraît complète durant tout un temps, surtout durant le IIe stade et les premiers temps du IIIe, bien qu'elle finisse toujours par être déchirée en avant.

En plus de sa position presque toujours nettement privilégiée, quelques autres indices caractérisent à l'examen direct un soupirail IIe : la tache brune qui se développe autour de lui sur le tégument de l'hôte est moins étendue, et la cupule de chitine pathologique, à la base de la gaîne, est moins forte que dans le cas d'un soupirail Ire. Il n'est pas rare, lorsque l'hôte vient à muer, que cette cupule se détache tout entière, en même temps que les parties molles qui la revêtent, le parasite tombant, enveloppé de sa gaîne, au milieu des viscères. Cet accident le met dans l'impossibilité de respirer l'air en nature, à une époque où il lui est indispensable, et le condamne à une mort plus ou moins prochaine. Il ne cherche pas à percer un nouveau soupirail (*Uclesia*).

Les gaînes I^es^ et les gaînes IIes développées chez un même hôte autour de deux parasites différents peuvent être très pareilles jusque dans leurs caractères accessoires. C'est le cas des gaînes formées chez les forficules autour de *Bigonichæta* (gaîne I^e^) et de *Ceromasia* (gaîne IIe) : l'une et l'autre sont très fines, à cupules très peu chitinisées, mais allongées en un *siphon respiratoire* conique.

2. Soupirail IIe trachéen.

Au lieu de se mettre en rapport avec l'air extérieur par un orifice cutané, certaines espèces empruntent simplement le système respiratoire de l'hôte au moyen d'un orifice trachéen. *Hyria*, *Siphona* s'installent près d'un stigmate, sur une des grosses trachées qui en divergent ; *Blepharidea* perfore en un point quelconque une forte trachée ; *Gymnosoma* se fixe sur une vésicule trachéenne thoracique de l'hémiptère.

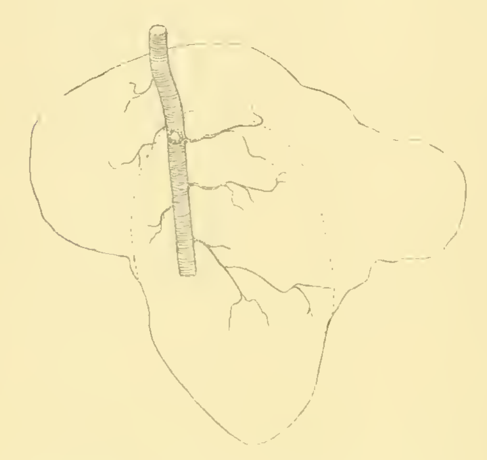


Fig. 23 *t*. *Hyria tibialis I* dans un lobe adipeux de *Vanessa* ; débuts de la gaîne secondaire trachéenne. Gr. : 45.

Le parasite, dont le contour est partiellement pointillé, détermine une saillie médiane du lobe adipeux ; il a ses stigmates postérieurs au niveau d'une déchirure déjà visible vers le milieu du segment trachéen dessiné.

Le processus de perforation et de fixation, d'après un ensemble concordant d'observations, paraît être le suivant. Le parasite se loge tout d'abord dans un lobe adipeux, fig. 23 *t*, et le pousse dans un mouvement de recul contre la trachée. Celle-ci s'imprime plus ou moins dans la masse molle et se trouve immobilisée, tandis que, sous l'action des accidents chitineux péri-stigmatiques, le lobe adipeux d'abord et ensuite la paroi trachéenne finissent par être perforés. Le lobe dégénère et se transforme en une poche membraneuse affaissée sur le parasite ; l'épithélium trachéen réagit à la manière de l'épithélium cutané, en développant une gaîne de fixation qui s'insinue entre le parasite et la poche adipeuse, et constitue comme une doublure de celle-ci. L'orifice peut être plus étroit que la trachée. Dans le cas de la vésicule trachéenne abordée par *Gymnosoma*, nous n'osons même pas affirmer qu'il soit réel ; l'organe est en tout cas lésé et réagit comme les trachées réellement déchirées.

La gaine de fixation trachéenne a fondamentalement les mêmes caractères que les gaînes cutanées, cependant la participation du corps adipeux paraît y être plus régulière. C'est une poche pouvant, durant tout un temps, envelopper complètement le parasite (*Blepharidea*, *Hyria*), bien qu'à un stade avancé elle s'ouvre toujours en avant pour en laisser sortir les premiers anneaux. La partie qui dérive de la trachée comprend, comme les gaines cutanées, une couche interne cuticulaire et une couche externe ma

tricielle, celle-ci excessivement mince la plupart du temps et à éléments presque introuvables. La couche cuticulaire prend, dans la région proximale, la couleur brune de la chitine pathologique et apparait sous la loupe comme une cupule *cb*, FIG. 24*t*, de grandeur variable. La teinte brune s'étend plus ou moins autour du soupirail sur l'*intima* trachéenne [1].



FIG. 24*t*. *Hyria tibialis I* vu par transparence dans sa gaîne trachéenne; celle-ci complètement modelée par dégénérescence et affaissement du lobe adipeux. Gr. : 14.

c b, cupule basale brune, vue par transparence sous les parties molles; — *l l*, limite antérieure de la gaîne; — *s*, stigmate de la chenille (*Vanessa*) extirpé avec la trachée *t*.

Conformément à la remarque déjà faite à propos des gaînes cutanées, la gaîne trachéenne est bien moins chitinisée chez les hôtes adultes que chez ceux à l'état de larve. Celle qui se développe chez les Pentatomides autour de *Gymnosoma* est très pareille à celle qui se forme chez les forficules autour de *Bigonichæta* et s'allonge comme celle-ci en un *siphon respiratoire* qui se remplit d'air progressivement, à mesure que le parasite s'enfonce davantage dans la cavité abdominale de l'hémiptère.

La première dépouille du parasite est abandonnée dans la partie proximale de la gaîne où il est ordinairement facile de la retrouver. La seconde peut rester dans la partie distale ou être rejetée parmi les viscères de l'hôte (*Gymnosoma*), circonstance qui suppose de la part de la larve une certaine liberté.

La couleur générale des gaînes trachéennes rappelle quelquefois très nettement celle du corps adipeux de l'hôte et témoigne ainsi de leur mode de formation.

3. Accolement à un stigmate.

Cette seconde manière d'emprunter le système respiratoire de l'hôte est celle de *Compsilura*, de *Sturmia* et aussi, d'après les données de SASAKI (86), de *Crossocosmia*. Le parasite se place contre un stigmate ou contre le riche buisson de trachées qui en divergent et y tient fortement appliqué son propre appareil stigmatique.

---

(1) A mesure que le parasite grandit en continuant de pousser à reculons, il peut arriver, s'il se trouve près d'un stigmate, que tout ou presque tout le buisson stigmatique soit mortifié et forme un amas de chitine brune qui se soude à la base de la cupule et donne lieu à l'apparition, à l'extérieur, d'une auréole ou d'une tache sombre (*Hyria*).

Sturmia exécute la manœuvre après avoir abandonné sa poche musculaire et en poussant à reculons dans un nid grossier de lobes adipeux; *Compsilura*, sans sortir de l'intestin, mais en repoussant de même la paroi de celui-ci, devenue d'ailleurs très mince et généralement dépouillée alors de son épithélium. Les organes divers directement lésés par ce foulage dégénèrent et l'épithélium cutané développe par réaction inflammatoire une gaîne très réduite, qui s'ajoute au nid de foulage. La teinte brune de la chitine pathologique apparaît à la base de cette gaîne et sur le tégument de l'hôte, où elle forme soit une auréole péristigmatique, soit une tache apposée au stigmate.

La IIe mue s'effectue dans ce nid complexe où la larve se maintient à peu près jusqu'à sa complète maturité et qu'elle renforce, surtout à la dernière période, de ses déjections et de ses membranes péritrophiques.

F. Dernière période de la vie parasitique et empupage.

Nous laissons de côté, faute de renseignements personnels, les *Conopidæ* et les *Sarcophagidæ*, les observations qui vont suivre visant uniquement les représentants de l'ancien groupe des Tachinaires.

Si on considère le régime adopté durant la dernière période de la vie endoparasitique, on est amené à séparer de la grande masse un certain nombre d'espèces qui continuent, jusqu'à leur plein développement larvaire, à s'alimenter de sang et de graisse, et finissent par abandonner leur hôte sans en déterminer directement la mort. Les autres, d'un parasitisme moins affiné, deviennent à un moment donné des sarcophages brutaux, amènent la mort de l'hôte par leurs ravages directs et ne l'abandonnent qu'à l'état de dépouille plus ou moins vidée.

1. Espèces ne passant pas par une période de sarcophagie.

On peut énumérer dans cette division, par ordre d'innocuité décroissante : *Thrixion Halidayanum*, *Gymnosoma rotundatum*, *Bigonichæta setipennis*, *Ceromasia rufipes*, parasites d'orthoptères ou d'hémiptères adultes; *Hyria tibialis*, *Tach. V.*, parasites de chenilles.

La larve du *Thrixion* demeure jusqu'ici la plus inoffensive. Dépourvue à ses deux derniers stades de crochets buccaux, elle est exclusivement héma-

tophage; sa sortie, d'ailleurs, ne comporte pas de lésion nouvelle, car elle se fait par le soupirail. Aussi le phasme ne meurt-il pas nécessairement des suites du parasitisme. Il peut même, s'il s'agit d'une femelle n'ayant pas hébergé un trop grand nombre de parasites, recommencer à pondre.

Les autres espèces sont munies de crochets buccaux et en font usage, à l'époque de leur plus grande activité nutritive, pour piocher le corps adipeux, et, au dernier moment, pour s'ouvrir un orifice de sortie. Les muscles et les viscères de l'hôte sont néanmoins respectés; aussi avons-nous vu des *Piezodorus* et des chenilles de *Vanessa* et de *Choudrostega* survivre plusieurs jours à l'évasion de leurs parasites (*Gymnosoma, Hyria, Tach. V.*) [1]. Il semble difficile néanmoins qu'il y ait retour à un état tout à fait normal, soit par suite de la large blessure faite par le parasite en s'évadant, soit à cause de l'épuisement trop grand que son séjour a déterminé.

Dans le cas de *Gymnosoma*, la blessure est faite dans une région moins résistante du tégument abdominal de la punaise, p. ex. dans la membrane mince qui forme, à la base de l'oviscapte, une sorte de poche évaginable, dissimulée au repos. La déchirure peut être masquée par le retour en place des parties dures avoisinantes, ou ne se manifester à l'extérieur que par l'apparition d'une tache sombre (brun de chitine pathologique). Mais en tout cas c'est une porte d'entrée ouverte aux microorganismes, spécialement aux spores d'une Entomophthorée dont les hyphes envahissent fréquemment la cavité générale et amènent la mort de l'hémiptère [2]. D'ailleurs le parasite, suivant une loi très générale, se vide avant de percer le trou d'évasion, laissant l'hôte encombré des anses d'un long boyau, qui n'est autre que la membrane péritrophique avec son contenu stercoral. Ce boyau, de consistance glaireuse, ne peut que constituer un milieu de culture très favorable à l'infection microbienne.

Hyria et *Tach. V.* perforent la peau de la chenille au voisinage du soupirail, sans se libérer auparavant de leur gaîne de fixation [3]. La blessure,

(1) La survie a été de plus de dix jours pour un *Piezodorus*. Tout récemment NIELSEN (09) a publié le fait de la survivance d'un autre hémiptère, *Dolycoris baccarum F.*, après l'évasion d'*Ocyptera brassicaria F.*

(2) Plusieurs observations concordantes, faites à S. Fiel (Portugal) en août 1903. Dans un cas demeuré isolé, nous avons trouvé intérieurement, amoncelés contre la blessure, une grande quantité d'infusoires ciliés.

(3) Ce qui n'empêche pas que le boyau péritrophique ne puisse sortir, en cheminant d'arrière en avant entre la gaine et le parasite et tomber, par la large déchirure antérieure, dans la cavité générale de l'hôte.

lorsque les lèvres en sont affaissées, constitue un orifice qui ne dépasse guère la largeur d'un stigmate ; la gaîne y demeure généralement engagée et empêche l'hémorragie. La chenille languit d'ordinaire quelques jours, puis meurt, même en présence d'une nourriture abondante.

Dans le cas des deux parasites des forficules, la suite des faits n'a pas été observée jusqu'au bout ; pourtant .tout porte à croire qu'elle est très approximativement la même que dans celui de *Gymnosoma.* Il est très probable que la forficule continue de manger jusqu'à l'évasion du parasite, car nous avons trouvé la pupe de celui-ci, encore toute fraîche, dans le trou que de nombreuses forficules gardées en observation avaient creusé dans une pomme de terre : manifestement le diptère était sorti tandis que la forficule était dans cette même cavité. Jamais, cependant, nous n'avons pu retrouver ni l'hôte vivant, ni son cadavre, ce qui tient, probablement, à la voracité bien connue des forficules, qui dévorent facilement les cadavres de leurs compagnes.

Une fois sortie de l'hôte, la larve cherche, pour s'y empuper, un abri pouvant être de nature variée. La pupe de *Bigonichaeta* et de *Ceromasia* se trouve, à l'état de liberté, dans les retraites habituelles de l'hôte, sous les pierres, dans le creux d'un roseau coupé, dans une gousse de *Colutea.* En captivité l'empupage a lieu, pour la plupart des espèces, dans la terre ou sous les feuilles sèches du terrarium.

2. Espèces devenant sarcophages.

Cette seconde division comprend, semble-t-il, le plus grand nombre des Tachinaires, surtout parmi les parasites de larves.

A une époque du stade III variable d'une espèce à l'autre et qui ne saurait être définie que physiologiquement, par l'entrée en scène d'une suractivité nutritive destinée à parfaire la croissance générale et à accumuler les réserves pour le temps de la nymphose, le parasite dévore d'abord le corps adipeux partout où il peut l'atteindre, puis son attaque se porte avec la même brutalité sur les parties molles du tégument, muscles et épiderme, et sur les viscères.

Dès le début des désordres organiques résultant de ces lésions, l'hôte manifeste une somnolence et un malaise croissants. S'il s'agit d'une chenille à peu près mûre, on remarque très souvent qu'elle se prépare à la chrysalidation, se vide, se dépouille de ses poils (*Chondrostega,* sous la morsure

d'*Uclesia*), file un cocon qui demeure d'ordinaire incomplet, ou commence l'acte même de la chrysalidation sans pouvoir l'achever. A mesure que les ravages s'aggravent, la mort survient lentement et comme par degrés. Des changements de consistance et de teinte la précèdent ou la suivent : le tégument devient flasque et prend la couleur brune d'un cadavre en putréfaction, sans toutefois dégager de mauvaise odeur ([1]). Si la sarcophagie n'a éclaté qu'après la chrysalidation de la chenille, les dégâts ne se manifestent à l'extérieur que par le virage à une teinte grise ou rosacée. Celle-ci tient à l'émiettement et à la mise en bouillie du contenu intestinal particulier aux chrysalides. Dans tous les cas, l'apparition de la teinte cadavéreuse annonce que les parties molles sous-jacentes sont détruites et que leurs débris détritiques, mêlés aux excréments du parasite, forment un magma pâteux.

Les allures générales du parasite sont devenues celles d'un asticot. Lorsqu'on peut apercevoir par transparence son armure buccale, on la voit sans cesse animée de mouvements de protraction et de rétraction. La couleur générale du corps, due à celle des organes internes qui se voient sous la cuticule, change rapidement : l'intestin, dont le contenu était jaune ou vert pendant la période stéatophage, se montre bourré d'une pâte brune et les lobes adipeux, auparavant plus ou moins hyalins, deviennent opaques et d'un blanc de lait. La taille augmente avec une rapidité remarquable.

Le régime de sarcophagie commence avant que le parasite ait abandonné sa gaîne de fixation; mais il ne tarde pas, généralement, à en sortir pour devenir libre dans la cavité générale et porter ses ravages toujours plus loin. Quelques espèces, qui paraissent moins voraces et qui trouvent, dans la zone immédiatement accessible de leur place une ration de vivres suffisante, demeurent fixées jusqu'au moment de l'évasion (*Cyrtophlebia ruricola*).

Parvenue à sa maturité, ou n'ayant plus rien à dévorer, la larve s'empupe quelquefois dans la dépouille de l'hôte (*Meigenia*, *Nemorilla*, *Ech. fera*) ([2]); mais plus souvent elle s'échappe pour aller à la recherche d'un

([1]) Nous avons signalé à propos de *Meigenia floralis* (02) l'absence d'odeur putride et le développement d'une odeur plutôt agréable de pomme. La première de ces circonstances est générale, la seconde n'est pas exclusivement propre au *M. floralis*, on l'observe encore chez *Echinomyia fera*, p. ex., mais elle est néanmoins plus rare.

([2]) La position dans laquelle la larve s'immobilise, dans ce cas, n'est pas quelconque; les stigmates postérieurs sont généralement placés en regard d'une large déchirure par où se feront les échanges respiratoires (*Meigenia*, *Ech. fera*).

abri. Quelques espèces utilisent les deux modes, même vis-à-vis d'un même hôte (*Tricholyga major*, *Uclesia*).

A l'inverse des soupiraux, l'orifice d'évasion est pratiqué à l'aide de l'armure buccale et n'a rien de régulier dans sa forme, ni de caractéristique dans sa situation. Il n'est pas très rare qu'on en voie partir un filament soyeux pouvant avoir plusieurs fois la longueur du parasite, particulièrement remarquable dans les chrysalides de *Vanessa* ayant hébergé un *Sturmia* ou un *Blepharidea*. C'est la membrane péritrophique qui a continué d'être sécrétée même après l'évacuation du résidu alimentaire préparatoire à l'évasion, est demeurée adhérente à la chrysalide par son bout distal et s'est finalement rompue à son extrémité proximale. Nous avons vu le parasite y demeurer suspendu quelque temps, puis tomber sur le fond de la cage.

L'apparition soudaine de la sarcophagie est un phénomène biologique fort curieux. On ne peut guère dire qu'il tienne à une adaptation parasitique imparfaite, puisque jusque là, durant toute une période qui peut embrasser de longs mois, l'espèce s'est montrée aussi adaptée que celles qui se contentent de sang et de graisse. On ne voit pas davantage que ce régime soit commandé par l'insuffisance de l'autre, puisqu'il y a des espèces qui y demeurent fidèles jusqu'à la nymphose.

Quoiqu'il en soit, ce régime donne le signal d'un changement complet dans la marche du métabolisme et du développement. Alors que jusque là les aliments ingérés ne se présentaient dans l'intestin que sous la forme d'un contenu peu abondant, ne donnant lieu à l'évacuation d'aucun résidu excrémentitiel, ils y forment désormais un boudin volumineux incessamment renouvelé. De paresseux le ver est devenu grouillant. Sa croissance générale a pris une rapidité d'allure que n'aurait pu faire soupçonner la marche souvent très lente du développement aux stades antérieurs, et que l'on ne peut comparer qu'à celle d'un asticot.

Cette manière d'être toute nouvelle et surtout le fait que l'hôte est tué et exploité à l'état de cadavre caractérisent une phase d'existence qui se surajoute à la vie parasitique, bien plus qu'elle ne lui appartient. On conçoit en effet le parasitisme comme l'ensemble des rapports mutuels de deux êtres vivants dont l'un emprunte à l'autre ses matériaux de nutrition, mais non comme les rapports d'un organisme vivant et d'un cadavre.

Chapitre III.

Dégâts parasitiques directs et réactions défensives de l'hôte.

Conformément à l'idée qui vient d'être exprimée, nous ne considérerons point comme dégâts parasitiques ceux qui sont exercés pendant la période de sarcophagie, mais seulement ceux qui la précèdent. Ils ont été mentionnés en partie en indiquant les conditions de vie, en gros toutefois et macroscopiquement ; il y a lieu d'y revenir pour compléter cet exposé, principalement au point de vue histologique, et pour étudier d'un peu près les réactions défensives qui répondent aux attaques du parasite.

A. Dégâts et réactions défensives dans le parasitisme intra-organique.

a. Cas du parasitisme intraganglionnaire.

Les centres nerveux sont d'une telle importance pour la vie de l'hôte, par suite pour celle du parasite lui-même ; ces centres paraissent si gravement menacés du seul fait de leur invasion par un parasite dont la taille peut ne pas être inférieure à leur propre taille normale — ils ne peuvent le recevoir qu'en se tuméfiant fortement, v. fig. 20*t* —, qu'il y a un intérêt spécial à rechercher comment ils sont affectés et quel est le sort de leurs éléments anatomiques.

Rappelons d'abord quels sont ces éléments et quelle est leur physionomie à l'état normal, chez les chenilles.

En plus de la substance nerveuse comprenant les cellules ganglionnaires et les fibres, celles-ci surtout abondantes dans le neuropile (*Punktsubstanz* de Leydig), en plus d'un squelette trachéen et trachéolaire, tout le monde reconnaît dans les ganglions une substance de remplissage interposée aux cellules nerveuses et développée, sous le névrilème qui protège tout l'organe, en une couche périphérique. Cette substance est strictement névroglique pour Haller (04), simplement conjonctive, quoique dans des sens différents, pour d'autres entomotomistes, St Remy (90), Bauer (04), Schneider (02). Nous n'avons pas à opter entre ces opinions, dans un travail où le point de vue embryogénique est totalement négligé ; tout en constatant avec Schneider que les recherches de Heymons semblent indiquer, pour

les formations en litige, une origine ectodermique, et par suite favoriser l'interprétation de Haller, nous les désignerons par des termes à signification vague, appelant éléments conjonctivoïdes les cellules sous-jacentes au névrilème et éléments de soutien, éléments intercalaires ou profonds celles qui sont interposées aux cellules nerveuses.

Il serait inutile de s'étendre sur les éléments nerveux, bien connus dans leurs traits généraux et représentés dans les centres des larves métaboliques par des cellules très diverses de taille et de stade évolutif, mais faciles, en général, à identifier, au moins à partir d'une certaine époque. Nous ne nous arrêterons pas non plus aux cellules trachéolaires et aux trachéoles, après les remarques dont elles ont été l'objet au chapitre précédent, lorsqu'il a fallu assigner une raison d'être à la parasitation élective des centres nerveux. Il convient en tout cas de ne pas perdre de vue qu'elles représentent ensemble un facteur anatomique important et que les trachéoles seules semblent constituer la part quantitativement principale du neuropile.

Les éléments conjonctivoïdes et les éléments de soutien réclament quelques détails, soit parce qu'ils ne semblent pas avoir été l'objet de descriptions très précises, soit parce qu'ils sont particulièrement affectés par le parasitisme. Nos résultats se rapportent directement aux ganglions cérébroïdes.

Dans les cas où elle se présente le mieux à l'observation, la couche sous-névrilématique se montre formée de cellules fusiformes ou irrégulières, lâchement réunies et comprenant facilement des lacunes, à noyau médiocre, arrondi, assez chargé de chromatine. L'épaisseur générale de cette couche augmente à la naissance des connectifs et dans le sinus interganglionnaire, mais la structure n'y est pas modifiée. Dans un grand nombre de préparations d'ailleurs bonnes, les éléments sont très serrés et toute limite étant indistincte on dirait une zone syncytiale à noyaux épars.

Les éléments de soutien sont d'énormes cellules très distinctes des précédentes par tout un ensemble de caractères. Ils peuvent siéger à diverses profondeurs, mais il en existe de particulièrement faciles à retrouver entre les cellules conjonctivoïdes et les cellules ganglionnaires externes. Le corps cellulaire s'insinue entre les éléments nerveux en se moulant sur leurs contours, de manière à occuper un territoire d'une grande étendue. Les territoires de plusieurs cellules limitrophes se rejoignent et constituent ensemble le fond d'aspect continu où plongent les éléments nerveux et dans

lequel on ne peut distinguer de limites bien définies; pourtant une circonstance, qui constitue d'ailleurs un des traits remarquables de la cellule de soutien, permet de suivre quelquefois très loin ses prolongements intercellulaires, ce sont les granules de pigment qu'elle peut contenir.

On a plus d'une fois signalé des pigments dans les centres nerveux des insectes [Berger (78), Haller (04)]; mais jamais, comme le reconnaît Haller, on n'a défini les éléments qui les portent. La chenille de *Chondrostega* est précisément une de celles dont les ganglions sont remarquables par la présence d'un pigment rouge-vineux par réflexion; à l'examen *in toto* on reconnaît aisément qu'il s'agit de granules bruns par transparence, siégeant au-dessous de la zone conjonctivoïde et étrangers aux cellules ganglionnaires. Sur les coupes, dans le cas d'individus favorables — il existe à cet égard de très grandes différences individuelles, ou peut-être d'état — on trouve que ces granules sont rigoureusement localisés dans les cellules de soutien. Ils y forment un dépôt corpusculaire souvent assez dense pour tenir lieu d'une coloration spécifique et permettre d'individualiser, au-delà du corps cellulaire principal, une bonne partie de ses prolongements, FIG. 54.

Le noyau de ces immenses éléments présente lui-même de grandes dimensions et un contour fréquemment irrégulier. Sur les coupes qui entament le cerveau horizontalement, il est le plus souvent allongé parallèlement à la couche conjonctivoïde, assez régulier en dehors et sinueux-anguleux vers l'intérieur. Chez une chenille non déterminée de Géométride, nous en avons rencontré de laminaires, à la fois très étalés en surface et très réduits en épaisseur, qui mesuraient $104 \times 54 \times 6\mu$ et recouvraient une région considérable de la zone ganglionnaire. L'élément chromatique y est riche et presque régulièrement distribué en petites masses parfois sériées en cordons moniliformes. Il est assez vulnérable; fréquemment il se montre rétracté dans des coupes où les autres éléments sont bien conservés [1].

Les modifications dues au parasitisme ont été étudiées sur les coupes d'un cerveau de *Chondrostega* hébergeant trois larves de *Tach. V.* La cavité creusée autour de chacune de ces larves est limitée par les cellules conjonctivoïdes en dehors, par les cellules de soutien et les cellules ganglionnaires

[1] Parlant des éléments névrogliques, auxquels il rattacherait sans doute ceux-ci, Haller fait observer que leurs noyaux sont toujours plus petits que ceux des plus petites cellules ganglionnaires. Cette assertion tient manifestement à l'insuffisance des matériaux étudiés. Henneguy et Binet (92) avaient déjà dit expressément qu'en même temps que des cellules conjonctives très petites, on en trouve d'autres, dans les ganglions des insectes, qui ont un noyau très volumineux.

en dedans. La FIG. 57 où nous reproduisons une partie de la paroi d'un de ces kystes — le contour du parasite est indiqué par un trait pointillé — laisse reconnaître les divers éléments anatomiques et permet de constater qu'ils sont très inégalement affectés.

Les cellules conjonctivoïdes sont gonflées et altérées dans leur structure : les limites cellulaires ne sont plus reconnaissables; le cytoplasme vacuolisé imite par places un parenchyme végétal, ou se condense au voisinage immédiat du parasite en une couche membraniforme irrégulière. Il y a des groupes de noyaux jeunes, réguliers, témoignant, semble-t-il, de récentes pullulations réactionnelles; mais la plupart sont hypertrophiés, irréguliers et chargés de condensations pycnotiques régressives. Cet état de choses se continue assez loin, en avant et en arrière du parasite.

Les cellules de soutien, très hypertrophiées, paraissent être le siège d'une réaction particulièrement intense. La masse cytoplasmique principale est toute persillée de petites vacuoles assez régulières et le noyau, devenu très grand, contient des condensations massives de chromatine. Mais ce qui est surtout digne de remarque, c'est que la réaction atteint des cellules éloignées des kystes et environnées de toutes parts de cellules ganglionnaires d'apparence normale, FIG. 56.

Les cellules ganglionnaires sont, en effet, celles qui maintiennent le mieux leur intégrité. Là où elles bordent directement la logette du parasite, elles se montrent à peu près aussi normales que plus profondément. Il y a de nombreuses destructions, sans doute, puisqu'à certains endroits la cavité atteint presque le neuropile; mais il semble que les éléments directement lésés périssent et soient résorbés rapidement sans que les autres se montrent notablement affectés. On y remarque même un mouvement de multiplication se traduisant çà et là par des cinèses qui n'ont rien d'irrégulier, FIG. 54, 55, et c'est un contraste frappant de voir de telles figures au voisinage de cellules de soutien en voie de réaction dégénérative. Nous avons compté plus de quinze figures de division dans les diverses coupes du cerveau dont il s'agit. Nous devons toutefois nous défendre de décider si elles sont le fait d'un mouvement réactionnel lancé par l'excitation parasitique, ou d'un mouvement normal qui serait simplement maintenu malgré cette excitation. Les mitoses ne font jamais défaut dans les ganglions normaux, seulement le nombre en est très variable avec l'âge et le stade évolutif de la chenille.

Un deuxième cerveau appartenant à une chenille indéterminée et logeant deux larves de *Gonia atra* ne nous a pas fourni de données aussi caractéris-

tiques. La coupe horizontale, reproduite FIG. 89, a néanmoins l'avantage de montrer les principaux rapports. Le pigment faisant défaut, les cellules de soutien ne sont pas identifiables, et une assez grande asymétrie, due principalement à une active multiplication des éléments jeunes, rend difficile l'interprétation histologique de certaines parties. Il paraît indubitable que les cellules ganglionnaires sont moins bien conservées, au voisinage des parasites, que dans le cas précédent. Les corps cytoplasmiques, plus profondément atteints, peuvent se fusionner et se vacuoliser, tandis que les noyaux, relativement plus résistants, se rapprochent en donnant lieu à des amas imitant des foyers de pullulation.

De toutes façons, un résultat général est à dégager, même dans ce cas un peu moins favorable, c'est que les destructions de cellules et les dégénérescences sont limitées au voisinage du parasite et que le mouvement de multiplication, caractéristique des jeunes cellules nerveuses chez les larves métaboliques (BAUER, 04), n'est pas arrêté, si même il n'est pas activé par la réaction défensive du ganglion infecté [1]. Cette réaction amène régulièrement la réintégration complète de l'organe, lorsque le parasite sort de son kyste. Nous n'avons pas surpris cette réintégration sur le fait, mais son existence n'est pas douteuse : très souvent, nous étant trouvé en présence de larves de *Tach. V.* qui devaient, vu leur taille, avoir abandonné quelqu'un des ganglions depuis plusieurs jours, nous avons exploré avec un soin scrupuleux toute la chaîne nerveuse et toujours trouvé tous les ganglions intacts.

En plus des centres, les nerfs eux-mêmes peuvent être envahis, FIG. 53, — l'existence d'un rameau latéral montre qu'il s'agit bien d'un nerf proprement dit, non d'un connectif —. Mais le fait, observé uniquement dans le parasitisme expérimental, paraît exceptionnel et nous manquons des données nécessaires pour en faire une étude histologique précise. Dans le cas reproduit, deux larves ayant pénétré en plein dans la substance fibrillaire, celle-ci semble s'être refermée derrière elles en reprenant sa structure habituelle.

b. Cas du parasitisme intra-intestinal.

Nous devons examiner un peu en détail comment se comporte le médi-intestin d'une chenille infectée par la larve de *Compsilura.*

---

[1] On doit probablement considérer comme un vaste foyer de pullulation la région peuplée de cellules petites et serrées qui s'étend à droite du kyste supérieur, dans la FIG. 89, et cela paraît bien entraîner l'existence d'une période de suractivité réactionnelle.

L'épithélium, qui seul, à peu près, nous intéresse, comprend, ainsi que l'a décrit Frenzel (85) : 1° des *cellules cylindriques* ou ordinaires, à surface libre garnie d'un plateau cilié (que beaucoup préfèrent appeler *bordure en brosse* (Tornier)]; des *cellules à mucus*, ou caliciformes, déjà remarquées par Leydig chez *Bombyx Neustria* et interprétées par lui comme glandes unicellulaires, idée très juste, au fond, malgré les critiques de détail formulées contre elle par Frenzel [1]. Ce qu'on voit le mieux, dans celles-ci, ce n'est ni le noyau, d'ordinaire très petit, ni le protoplasme, à peine discernable entre les cellules ordinaires qui le compriment, mais la *thèque* (Schultze, 67) ou réservoir sécrétoire, qui est la partie de beaucoup la plus développée [2]. Il faut joindre à ces deux sortes d'éléments des cellules jeunes, disséminées çà et là, appelées à donner par pullulation et différenciation de nouvelles cellules cylindriques et de nouvelles cellules caliciformes [3].

L'altération parasitique, peu sensible pendant la jeunesse de la larve du *Compsilura*, s'accentue avant sa IIe mue. Elle est toujours plus avancée aux environs immédiats du parasite, où les cellules ne tardent pas à être totalement détruites, mais elle s'irradie par voie centrifuge à partir de là, en s'affaiblissant toutefois, et finit le plus souvent par gagner tout l'intestin. Cette marche du mal permet, en explorant des régions de l'épithélium de plus en plus rapprochées du foyer de dévastation, d'en retrouver les étapes successives.

(1) Pour Verson (05) les deux formes correspondraient simplement à deux stades évolutifs d'un même élément. C'est l'idée que Deegener (08) avait tout d'abord acceptée sous le nom d'*homomorphisme* de l'épithélium d'après la chenille de *Malacosoma castrensis*, mais qu'il rejette dans son nouveau travail sur celle de *Deilephila euphorbiæ* (09). Deegener a même jugé que le moment était venu de donner un nom spécial à ces deux sortes de cellules sécrétantes, et il appelle *sphérocyte* la cellule cylindrique, par allusion à l'état de boules sous lequel son produit est rejeté dans la lumière intestinale, et *calycocyte* la cellule caliciforme.

(2) Frenzel applique aux chenilles le terme introduit par Schultze à propos des vertébrés, bien que les cavités sécrétrices dont il s'agit ne soient pas très semblables dans les deux types. Chez les insectes, c'est une cavité ovalaire, à fond souvent relevé, remarquable par la présence d'une bordure périphérique radiée dont les éléments deviennent souvent indistincts, comme s'ils étaient noyés dans le produit de sécrétion, et qui a de la tendance à se déprendre comme un tout en se contractant. Cette bordure peut être de hauteur variable sur divers points du pourtour et circonscrire un lumen irrégulier, fig. 60, *th*. Deegener (09) considère la cavité comme une vacuole et les filaments radiaires de sa bordure périphérique comme des « Sarcolinen » y faisant saillie (l'auteur emploie la terminologie cytologique de K. Schneider).

(3) Il s'agit de groupes d'éléments jeunes que Frenzel a considérés comme des *cryptes*, c'est-à-dire comme des sortes de glandes intestinales. Balbiani (90) a critiqué avec raison cette manière de voir et montré que chez le *Cryptops* ce sont des cellules de remplacement. Nos observations sur les chenilles sont en parfait accord avec l'idée de Balbiani, comme, d'ailleurs, avec la théorie classique de la régénération épithéliale.

Comme dans le cas des centres nerveux, il s'agit d'une lutte entre l'irritation pathogène due au parasite et la réaction défensive de l'organisme; mais ici c'est la première qui, à un moment donné, prend fatalement le dessus, les cellules épithéliales finissant par être mortifiées et désagrégées.

La première réponse de l'organisme, quand l'attaque est encore faible, mais suffisante néanmoins pour amener la fatigue et le vieillissement prématuré des éléments épithéliaux, est un effort de réparation tendant à les remplacer. La FIG. 58, relative comme les trois suivantes à une chenille d'*Acronycta aceris*, et prise dans une région où les cellules épithéliales sont basses et larges, correspond à ces conditions. Le vieillissement s'y révèle, entre autres symptômes, par la chute de la bordure ciliée. Or, on voit des cellules jeunes déjà disposées en assise continue, qui sont animées d'un mouvement de croissance vers la surface libre de l'épithélium et qui repoussent les éléments affaiblis. Le mouvement de croissance est nettement indiqué par la forme du corps cytoplasmique, beaucoup plus développé en avant du noyau qu'en arrière.

Les cellules de remplacement ne se juxtaposent pas toujours en assise continue, elles peuvent se montrer entassées les unes au-dessus des autres *dans le cytoplasme même d'une grande cellule cylindrique*. Cette circonstance est, semble-t-il, un indice du fléchissement prochain de la lutte et néanmoins on peut la remarquer dans des régions où les altérations morphologiques et même physiologiques de l'épithélium ne sont pas très frappantes. La FIG. 59, qui en fournit un exemple (milieu de la figure), est empruntée à une région où les cellules sont hautes, munies d'une grande bordure ciliée [1] et offrent un ensemble de caractères correspondant, d'après les recherches de DEEGENER (09), au repos des cellules cylindriques (noyaux auréolés, absence de boules granuleuses à l'extérieur) et à l'activité des cellules caliciformes (présence de boules de sécrétion hyalines entre les cils de la bordure).

A un stade plus avancé, les noyaux des cellules cylindriques se montrent profondément atteints dans leur structure : la chromatine y prend un aspect de précipité particulier à beaucoup de noyaux en dégénérescence. Un mouvement d'ascension continue les rapproche de la surface et finalement ils deviennent libres dans la cavité intestinale, FIG. 60.

[1] Les corpuscules basaux sont d'une grande netteté sur les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique; ils se prolongent intérieurement en bâtonnets irréguliers dont l'aspect est médiocrement rendu sur notre dessin.

La réaction défensive par rénovation existe même à ce stade, mais les cellules néo-formées subissent, durant leur ascension, le sort des anciennes et dégénèrent avant même d'avoir atteint leurs caractères définitifs de forme et de structure. Les corps cytoplasmiques, une fois les noyaux expulsés, se vacuolisent successivement et se désagrègent. La paroi intestinale préparée *in toto* ne montre bientôt que les éléments musculaires, les nerfs et les trachées. Les matériaux de désagrégation forment un magma où les noyaux conservent quelque temps leur forme avant de perdre leur membrane, FIG. 61, et qui est peut-être directement utilisé par le parasite.

A l'égard de ces noyaux libres, il n'est pas inutile de faire remarquer qu'ils ressemblent parfois beaucoup aux *boules de sécrétion* que les cellules cylindriques rejettent normalement durant leur période d'activité sécrétrice et il faut reconnaître que nos FIG. 60, 61 rappellent de très près certaines figures de DEEGENER, telles que 4 *c*, 5, où les boules granuleuses représentent des „ Sekretkugeln „. Cependant une comparaison attentive avec les noyaux *in situ* permet de reconnaître leur véritable nature. Le processus pathologique dont il s'agit ne prouve d'ailleurs rien contre le processus normal [1].

Les phénomènes dégénératifs sont trop variables de leur nature et nos observations ont été trop isolées pour que nous puissions considérer le processus décrit comme un schéma général et complet. Sans parler même des différences que l'on ne peut guère manquer de trouver en examinant d'autres hôtes du parasite, nous mentionnerons à titre d'exemple une particularité observée chez l'*Acronycta* lui-même. La chenille était encore vivante, mais

---

[1] En rappelant qu'une expulsion de noyaux a été vue par VAN GEHUCHTEN, RUSS, VOINOV, METALNIKOW, DEEGENER reconnaît que dans une sécrétion très active une partie de la charpente cytoplasmique peut être entraînée avec le produit expulsé, la cellule étant comme décapitée. Plusieurs des cellules de la FIG. 60 feraient aisément songer à une telle décapitation. Il n'est pas impossible que les deux phénomènes de l'expulsion physiologique des boules de sécrétion et de la perte dégénérative du noyau se succèdent avec une telle rapidité qu'ils paraissent coexister, çà et là.

Il convient de remarquer d'ailleurs que la dégénérescence des cellules cylindriques est immédiatement précédée d'une période d'hyperactivité sécrétoire. Si l'on tient compte du résultat général établi par les recherches approfondies de DEEGENER que ces éléments hypersécrètent précisément lorsque l'animal est en état de jeûne ou même lorsqu'il ne doit plus manger, comme avant la pupation, on ne saurait être bien surpris que l'aspect de l'épithélium, au stade ici étudié, soit pour un temps celui d'un épithélium de chenille affamée.

L'état des cellules de remplacement montre quelle sera l'issue des phénomènes. Elles se voient, FIG. 60, sous la forme de cellules encore complètes (*cr*), de cellules déjà partiellement diffluentes (*cr'*), ou de noyaux hypertrophiés devenus libres dans la masse indivise de cytoplasme provenant de la fusion des vieilles cellules, et en voie d'ascension vers la surface libre.

visiblement malade. A la dissection, nous avons trouvé une grosse larve III de *Compsilura* et l'épithélium intestinal s'est montré tout persillé de points d'un rouge groseille vif. L'observation microscopique a montré que ces points n'étaient autres que les noyaux. Nous n'avons pu recueillir d'autres données sur cette singulière altération.

c. Cas du parasitisme intratesticulaire.

La castration indirecte, survenant en l'absence de toute atteinte mécanique de la part du parasite, constitue une question particulièrement célèbre, que nous aurons à examiner à part, dans le mémoire suivant. Ici nous dirons quelques mots de la seule castration dite directe, ou des dégâts que l'on peut observer dans les organes génitaux de l'hôte, lorsque le parasite s'y établit. Nous prendrons pour base un testicule de chenille de *Vanessa* hébergeant une larve de *Sturmia*.

L'organe est presque totalement détruit. La FIG. 63 en reproduit le fragment le plus considérable et le mieux conservé. Le parasite, dont le contour est indiqué par un trait pointillé, est situé superficiellement et plonge dans une substance probablement liquide, granuleuse et très vacuoleuse, où flottent des noyaux cellulaires devenus libres, quelques cellules encore complètes et deux cystes spermatocytiques assez bien conservés. Les noyaux libres sont de taille gigantesque, de forme irrégulière et de structure granuleuse ; ils fixent avec une intensité très marquée les colorants ordinaires de la chromatine. Les cellules extra-cystiques sont très gonflées et creusées de grandes vacuoles. Les cystes contiennent des spermatocytes I en voie d'accroissement. On pourrait sans doute y relever quelques anomalies, quelques dégénérescences et une grande inégalité dans la taille des cellules, symptômes qui témoignent d'un état général de souffrance; pourtant la structure est d'un type très normal, dans le noyau comme dans le cytoplasme.

De l'ensemble de ces circonstances, et notamment du fait qu'il existe des éléments encore normaux au voisinage immédiat du parasite, alors que d'autres, situés plus loin par rapport à lui, sont incomparablement plus altérés, il résulte qu'on doit admettre, à côté d'une action nuisible directe, responsable sans doute de la destruction d'une bonne partie de l'organe, une action indirecte affectant plus ou moins les cellules, suivant leur altérabilité spécifique ou d'état. La castration parasitaire dite *directe* présente au moins partiellement les caractères de la castration *indirecte*.

La FIG. 62, qui reproduit sous un plus fort grossissement deux des grands éléments extra-cystiques, permet d'ajouter quelques remarques.

C'est d'abord que la nature de ces éléments demeure assez douteuse, en raison de leur forme et du manque d'intermédiaires permettant de les rattacher à un type normal. Il semble néanmoins que les cellules sexuelles dégénèrent sans s'hypertrophier ni se vacuoliser à ce degré, et que dès lors celles-ci ne peuvent guère que représenter des cellules d'enveloppe ou des cellules de cyste à prolongements résorbés, fortement tuméfiées. C'est aussi la conclusion qui paraît la plus probable si on tient compte de ce que nous verrons avoir lieu dans la castration parasitaire indirecte.

Puis ce sont des particularités structurales qui semblent indiquer un état de violente réaction, précurseur de la cytolyse prochaine et de la mise en liberté du noyau. La membrane est épaisse mais peu dense. Les cordons cytoplasmiques sont granuleux et les vacuoles très grandes Le noyau est repoussé excentriquement, de contour irrégulier, à réseau chromatique encore reconnaissable mais résous en granules. Le nucléole, fortement tuméfié comme l'ensemble des autres parties cellulaires, se montre sous la forme d'une boule pâle, très finement granuleuse, qui repousse autour d'elle le réseau chromatique. L'excentricité du noyau est une circonstance analogue, au fond, à celle qui s'observe dans une cellule nerveuse en chromolyse. Elle n'indiquerait par elle-même qu'un état de violente réaction répondant à une influence morbide, mais l'existence de gros noyaux libres, au voisinage des cellules dont il s'agit, montre qu'elle est ici une étape de la dégénérescence.

d. Cas du parasitisme intramusculaire.

L'introduction du parasite dans une fibre musculaire comporte tout d'abord une destruction locale de structure, due en partie à l'action mécanique du croc buccal, et en partie à un simple foulage par le corps du parasite. Il en résulte une irritation d'autant plus susceptible de s'irradier que sa transmission n'est qu'un simple passage de partie à partie dans un même élément anatomique. Aussi, même en excluant la myophagie en tant que raison d'être principale de l'invasion, on ne peut que s'attendre à voir la fibre tout entière entrer en réaction et dégénérer. La réaction, toutefois, n'a pas un caractère défensif aussi prononcé que dans les organes précédemment examinés et se termine fatalement par l'histolyse.

Histolyse pouvant être assez lente. La FIG. 86 montre un fragment de fibre cutanée de *Vanessa* encore conservé dans sa région proximale, tandis qu'il est forment tuméfié et en voie de désagrégation dans sa région distale, où se voit la coupe d'une larve de *Sturmia*. Une zone assez étroite de transition sépare les deux régions.

Les noyaux d'une même fibre manifestent une résistibilité très inégale. Les plus jeunes, de forme arrondie, de taille petite ou moyenne et à chromatine réticulaire, maintiennent encore leur intégrité quand d'autres plus âgés, qui dans la fibre normale étaient allongés et à chromatine morcelée, sont fortement malades. Mais de toutes manières l'altération, quand elle survient, semble débuter par une tuméfaction générale très prononcée et par le morcellement de l'élément chromatique. Le contour devient irrégulier et souvent, sinon toujours, il survient des divisions directes. Le phénomène peut être saisi sur le fait sur des préparations fraiches, et dans les coupes on trouve fréquemment de véritables nids de noyaux qui ne semblent pas pouvoir s'expliquer par de simples accumulations des noyaux préexistants. A un stade plus avancé, la membrane cède et le contenu granuleux se répand dans le magma général.

L'altération de la substance contractile semble débuter par la disparition de la striation transversale. On la voit dans un grand nombre de fibres, telles que celle reproduite FIG. 64, former des bandes fibrillaires qui courent entre les séries de noyaux, et conservent quelque temps une colorabilité spéciale, puis se désagrègent graduellement en perdant toute trace de structure régulière. Le produit de la désagrégation constitue à frais un liquide mobile, où flottent, avec les noyaux qui maintiennent quelque temps encore leur forme, des grumeaux ou des lames irrégulières de matière plus condensée. Tout cet ensemble paraît être absorbé peu à peu, mais très lentement, par le parasite. La FIG. 87 reproduit une fibre de *Spintherops*, réduite à l'état de sac par une larve déjà âgée de *Cyrtophlebia ruricola*, où l'on retrouve encore un reste de substance granuleuse et des noyaux libres.

La dégénérescence n'est pas toujours limitée à la fibre musculaire directement envahie ; elle peut en atteindre d'autres, au voisinage. Cela a lieu, à ce qu'il semble, lorsque, par suite de la tuméfaction occasionnée par le parasite, ces fibres se trouvent soumises à une compression continue.

e. Autres cas de parasitisme intra-organique.

Bien que nous n'ayons, relativement au séjour du parasite dans les glandes séricigènes des chenilles, qu'une observation isolée, elle suffit pour

laisser entrevoir, ici encore, une destruction locale de substance vivante et une réaction défensive peu marquée, fléchissant rapidement et faisant place à la dégénérescence complète des éléments glandulaires.

Une coupe du parasite *in situ*, FIG. 84, le montre rampant dans le lumen de la glande, ou plutôt s'insinuant dans l'épaisseur même de la paroi sécrétrice, entre le contenu soyeux et la région basale des cellules, où sont refoulés les noyaux. Il s'agit de la région proximale du tube séricigène, où, à l'état normal, les noyaux ne présentent pas encore le découpage en ramures capricieuses caractéristique de la portion distale plus ancienne. Ils présentent des aspects divers suivant la phase de la réaction dont ils sont le siège. On en trouve çà et là de jeunes, d'où l'on peut conclure qu'au moins au début le caractère défensif de la réaction peut se manifester par des divisions probablement directes. Quelques uns sont hypertrophiés, mais à contour encore régulier, et d'autres, à mesure que la désagrégation finale s'approche, se tuméfient de plus en plus, deviennent irréguliers et leur chromatine prend un aspect de précipité granuleux.

Les phénomènes observés dans les lobes adipeux paraissent être surtout passifs. L'organe est formé de cellules de très grandes dimensions disposées en une assise unique, où les noyaux sont généralement rapprochés tantôt d'une surface, tantôt de l'autre. Le parasite dédouble mécaniquement cette lame épaisse en deux pellicules qui se soulèvent autour de lui, FIG. 88, et se distendent en dégénérant lentement de dedans en dehors, à mesure qu'il grossit. Nous n'avons pas pu constater que la destruction des éléments directement lésés provoque, du moins pendant les premiers temps, la dégénérescence d'éléments éloignés : la structure demeure longtemps normale autour de l'intumescence déterminée par le parasite. On a affaire ici à des cellules parfaitement équivalentes, associées en un tout très comparable, au point de vue des phénomènes nutritifs, à une simple colonie où leur solidarité réciproque est à peine saisissable.

B. Phénomènes réactionnels qui se produisent lors du percement des soupiraux; gaînes de fixation.

a. Gaîne cutanée primaire.

Il a été dit dans le chapitre précédent que la gaîne développée autour du parasite, dans les cas où il se fixe contre un soupirail, est le résultat

d'une réaction pathologique de l'épithélium chitinogène, sa structure pouvant toutefois se compliquer par l'adjonction de parties étrangères de nature variée. Nous chercherons ici à justifier objectivement cette assertion et à la préciser par l'étude histologique. Il ne sera question directement que des gaînes cutanées.

Soit tout d'abord la gaîne I[e] développée chez la chenille de *Cucullia Verbasci* L. autour du *Winthemyia*, telle qu'on l'observe lorsque celui-ci est déjà au III[e] stade. Les choses s'y présentent sous leur aspect le plus fréquent, sinon le plus facile à interpréter. Le fragment de coupe dessiné FIG. 65 à un faible grossissement montre, en avant de la coque de l'œuf de *Winthemyia* demeurée vide, le trou d'entrée devenu le soupirail et la partie proximale de la gaine, qui pénètre profondément au milieu du corps adipeux. Bien que cette figure, destinée avant tout à donner une idée des rapports généraux, soit peu favorable à l'identification des structures histologiques, on peut déjà y constater :

1° Que la cuticule tégumentaire se continue dans la gaîne sous la forme d'une couche interne chitineuse très irrégulière, pouvant devenir spongieuse, ayant fortement retenu le colorant (hémat. Heid.) comme fait en général la chitine pathologique;

2° Que l'épithélium tégumentaire passe sans discontinuité à une formation d'aspect conjonctivoïde sous-jacente à la chitine, qui devient rapidement très épaisse et constitue, à peu de distance du trou d'entrée, le facteur le plus important de la gaîne;

3° Qu'il peut exister une véritable compénétration entre cette couche et le corps adipeux, des ilots de cellules adipeuses se montrant çà et là enclavés en pleine couche conjonctivoïde.

Étudiée aux grossissements convenables, cette dernière couche se montre formée de cellules assez polymorphes, simplement polyédriques, allongées ou pluripolaires, souvent difficiles à individualiser, bien que pourvues d'un corps cytoplasmique assez grand, fibrillo-réticulé. Les noyaux, en dehors des cas de dégénérescence, sont arrondis et réguliers, à chromatine comme granuleuse. Des lacunes plus ou moins considérables sont souvent interposées aux cellules, surtout dans les parties éloignées de la chitine.

A prendre ces caractères en eux-mêmes et si on ne tenait compte que des parties distales de la gaine, rien n'empêcherait de voir dans la couche qui nous occupe un manteau de phagocytes, et par conséquent d'interpréter

la gaîne tout entière comme une production strictement inflammatoire. Cette idée cadre assez difficilement avec les données fournies par l'étude de la région proximale, FIG. 66. On voit ici que les cellules épithéliales s'allongent notablement et se divisent, à partir des bords du soupirail, en deux faisceaux, ou plus exactement en deux feuillets cellulaires, l'un immédiatement sous-jacent à la chitine pathologique, l'autre libre. Or ces deux feuillets se réunissent bientôt après, comme on peut le reconnaître, FIG. 65, et leurs éléments constitutifs prennent par degrés insensibles tous les caractères de ceux de la couche conjonctivoïde. Sans doute il faut faire ici une part aux détails purement accidentels, mais le fait fondamental d'une modification graduelle des cellules épithéliales en éléments d'apparence conjonctivoïde ne semble guère être douteux. Il entraine comme une conséquence forcée que la couche sous-chitineuse de la gaîne de fixation n'est pas d'origine mésodermique, mais d'origine ectodermique; qu'au lieu d'être le résultat d'une inflammation proprement dite elle est simplement due à une pullulation désordonnée des cellules cutanées. Si on voulait lui chercher un analogue, dans l'anatomo-pathologie des vertébrés, c'est d'épithélioma qu'il faudrait parler [1].

Cette couche désordonnée, dérivée d'un épithélium chitinogène, chitinise d'une façon désordonnée par sa surface morphologiquement externe, et c'est là l'origine de la couche cuticulaire essentiellement irrégulière qui constitue la garniture interne de la gaine. Son brunissement inégal et par places suppose, de la part des cellules chitinogènes, une sécrétion irrégulière d'oxydases qui est une autre manifestation de leur état morbide. Ce brunissement s'observe même dans la cuticule tégumentaire, au voisinage du trou d'entrée, dans le rayon où s'étend l'irritation due à la morsure du parasite, FIG. 66.

Comme dans les néoplasmes en général, on observe dans celui dont il s'agit ici des nécroses locales, particulièrement fréquentes dans les régions où il y a plus de compression. Les débris des éléments dégénérés se résorbent petit à petit ou tendent à être expulsés par la surface morphologiquement externe; si bien qu'il n'est pas rare de voir des noyaux encore bien reconnaissables enrobés dans les couches de chitine de nouvelle formation. D'autre part, les cellules néoplasiques peuvent pulluler dans les interstices

[1] Les faits, néanmoins, ne sont pas d'une évidence contraignante. Les éléments de la couche conjonctivoïde ne portant en eux-mêmes aucun caractère qui dénonce leur provenance, il faut reconnaitre qu'on n'a souvent pas plus de raisons d'en faire un néoplasme qu'un amas inflammatoire d'amibocytes.

des organes voisins ou autour d'eux, en les englobant plus ou moins complètement. Le cas est fréquent pour les lobes adipeux et se présente également pour les trachées, les muscles. La FIG. 67 montre un enrobage de cellules adipeuses, bien reconnaissables aux larges poches mal délimitées, laissées par le départ de la graisse, et surtout aux gros grains de réserves protéiques imitant des grains d'amidon qui sont encore identiques à ceux des cellules normales. Inutile d'ajouter que ces diverses parties accidentellement englobées sont bientôt mortifiées et que leurs débris s'ajoutent à ceux des parties englobantes, lorsque celles-ci entrent en régression, en augmentant la complexité de l'ensemble.

De ces faits, que l'on peut considérer comme les plus typiques, il se dégage cette idée générale que la gaîne n'est, au fond, que le résultat d'une croissance vers l'intérieur des bords du soupirail, une véritable invagination cutanée, dans laquelle surviennent des dégénérescences plus ou moins marquées et plus ou moins généralisées, suivant l'âge et la région.

L'étude des cas particuliers oblige d'ajouter que le caractère pathologique ne s'exprime pas toujours par une pullulation désordonnée et en monceau des cellules chitinogènes. La FIG. 68, qui reproduit en coupe longitudinale un fragment de la gaîne formée chez la larve de *Nematus ribesii* Scop. (Tenthrédinée), autour de *Ptychomyia selecta*, montre ces cellules formant une assise simple, dont l'aspect ne diffère pas beaucoup de l'assise tégumentaire. L'état pathologique se manifeste principalement par une hyperactivité chitinogène, par la structure anormale et la teinte bariolée de la chitine. Celle-ci forme une couche très épaisse — incomplètement reproduite sur le dessin — et très hétérogène : les parties plus récentes, qui viennent immédiatement au-dessous des cellules, sont pâles, mais incluent comme des injections locales de substance sombre, de toute forme et de toute grandeur ; les plus anciennes sont d'aspect corné, jaunes ou brunes et montrent une tendance au craquelage qui semble supposer la préexistence d'un réseau de sutures moins résistantes.

La FIG. 69 montre la même couche chitinogène à un stade plus avancé, lorsque survient la dégénérescence. Les cellules sont vacuoleuses et les noyaux, irréguliers et très colorables, mais à structure indistincte, ne se distinguent que comme des taches anguleuses ou étoilées.

La gaîne formée autour de *Ech. fera* chez les chenilles de Noctuelles présente, au moins au début, lorsque le parasite vient de pénétrer, un état de simplicité comparable à celui qui vient d'être examiné. Ce n'est alors, à

proprement parler, qu'une soulevure de l'épithélium cutané, FIG. **83**. Les complications qui surviennent ultérieurement n'ont pas été étudiées dans le cas de parasitisme spontané. Dans celui de parasitisme provoqué (chenilles de *Mamestra*, *Agrotis*, ...), la couche épithéliale demeure simple jusqu'au moment où elle entre en dégénérescence; mais elle est disloquée par places par des phagocytes qui viennent s'accumuler en un épais manteau entre elle et la couche chitineuse, FIG. **70**, **85**. Nous reviendrons un peu plus loin sur cette particularité.

b. Gaîne cutanée secondaire.

Il est intéressant de rechercher si la gaîne formée autour du parasite quand il perfore de l'intérieur et tend à repousser vers le dehors les bords de la plaie, a bien la même constitution fondamentale que quand la manœuvre est exécutée du dehors et pousse en dedans. Nous examinerons à ce point de vue les divers types de gaine secondaire, en commençant par celle qui se développe chez les chenilles.

1. La FIG. **71** reproduit sous un faible grossissement une larve secondaire de *Cyrtophlebia ruricola*, parasite de la chenille de *Spintherops spectrum*, fixée *in situ* très peu de temps après la perforation du soupirail. Cette vue d'ensemble permet de constater que les bords de l'excavation cuticulaire, au fond de laquelle se trouve l'orifice de prise d'air, se prolongent au-dessus du parasite en l'entourant d'une mince couche membraniforme continue. L'épithélium d'autre part se réfléchit contre cette pellicule et en tapisse, au moins sur une certaine étendue, la face qui regarde la cavité générale de l'hôte.

A un grossissement convenable, on reconnaît d'abord que la pellicule chitineuse est doublée intérieurement, dans la région proximale, de la dépouille abandonnée par le parasite lors de sa première mue. Circonstance tout individuelle peut-être, mais qu'il est bon de relever, non seulement parce qu'elle explique l'aspect hétérogène de la couche, mais aussi parce qu'elle confirme une idée émise au chapitre précédent au sujet du mécanisme de la perforation secondaire; on ne peut mettre en doute l'intervention directe des denticules péristigmatiques, quand on les trouve engagés en plein dans la substance cuticulaire de la chenille, comme le montre la FIG. **73**, où l'on a reproduit sous un plus fort grossissement la région α de la FIG. **71**.

On se rend compte aussi que la partie jeune de la chitine tégumentaire, celle qui vient immédiatement au-dessous des cellules épithéliales, se réflé-

chit sans montrer ni discontinuité, ni modification structurale apparente, pour devenir la couche interne de la gaîne. Cette couche, que l'on peut suivre sur tout le pourtour du parasite, constitue généralement la partie principale en épaisseur, et sur certains points la totalité de la gaîne.

L'allure de l'épithélium n'est pas aussi uniforme. Cette couche cellulaire se réfléchit comme la partie chitineuse, à la base de la gaîne, mais bientôt elle change brusquement d'aspect et paraît se désagréger en cellules de taille petite, de forme allongée, qui forment d'abord plusieurs assises irrégulières, mais deviennent ensuite de plus en plus rares à mesure qu'on s'éloigne de la région proximale, finissant même par manquer tout à fait par places. Çà et là s'observent quelques cellules de forme anguleuse ou arrondie, isolées ou groupées en petits amas peu serrés, que l'on pourrait interpréter avec une égale vraisemblance comme des cellules néoplasiques disloquées et plus ou moins séparées de la masse principale, ou comme des phagocytes affluant vers la formation pathologique. La FIG. **72**, où l'on a reproduit la région β de la FIG. **71** donne une idée de la dislocation de l'épithélium. La FIG. **74**, relative à la région γ, montre que les cellules peuvent disparaître complètement, la couche chitineuse conservant même alors une épaisseur très comparable à celle de la région proximale.

Cet état de choses s'explique le mieux en attribuant l'élaboration de la chitine aux cellules d'aspect ordinaire qui forment, à la base de la gaîne, la partie réfléchie de l'épithélium cutané. Ces cellules répondraient à l'irritation due au parasite par une hyperactivité fonctionnelle prononcée, et l'excès de chitine, au lieu de se solidifier sur place en une cuticule ordinaire, s'écoulerait comme une sorte de vernis à la surface du parasite, non sans entrainer en nombre plus ou moins considérable les éléments néoplasiques qui prennent naissance aux bords de la plaie; ces éléments pourraient d'ailleurs chitiniser aussi pour leur propre compte. Le processus ne serait pas sans analogie, comme on le voit, avec la formation des *membranes péritrophiques*. Il faut bien convenir d'ailleurs que des cellules hautes, à cytoplasme abondant et à structure glandulaire, comme sont les cellules épithéliales normales, paraissent mieux appropriées à une élaboration sécrétrice active que des cellules jeunes, petites, à cytoplasme clair.

2. Au premier aspect, il semble difficile de ramener à l'un des types décrits la gaîne IIe formée chez la larve de *Crioceris asparagi* (Coléopt.) autour de *Meigenia floralis*, FIG. **75**. Elle rappelle la gaine I^e^ de *Wynthe-*

myia par son fusionnement graduel avec le corps adipeux environnant, mais s'en éloigne par l'absence d'une formation cellulaire d'aspect conjonctivoïde. De la gaîne IIe de *Cyrtophlebia*, elle s'éloigne par une beaucoup plus grande complexité apparente et une moindre distinction de ses parties constitutives.

Remarquons avant d'aller plus loin qu'il s'agit d'une gaîne âgée, le parasite étant déjà parvenu à son stade III. Il a perforé au stade I, car la dépouille rejetée dans la Ie mue s'aperçoit en de_1, sous la forme d'une cuticule chiffonnée. Celle qui correspond à la IIe mue occupe l'intérieur même de la gaîne, en de_2. L'une et l'autre peuvent être identifiées avec certitude grâce à leurs petits accidents cornés très caractéristiques. Au moment où l'ensemble a été fixé, le parasite, beaucoup plus large que la partie représentée de la gaîne, était situé en avant de la dernière dépouille.

Un examen de détail permet les constatations suivantes. 1° Les parties jeunes de la cuticule tégumentaire se réfléchissent comme dans tous les cas précédemment étudiés, mais il semble qu'à partir d'un certain niveau elles se soient transformées graduellement en une sorte de coulée ou d'infiltration chitineuse qui se délamine, la partie la plus importante formant le revêtement interne de la gaîne, tandis que d'autres parties, sous forme de trainées mal arrêtées sur les bords, s'en écartent pour se perdre entre les organes voisins. 2° L'épithélium cutané se réfléchit aussi à la base de la gaîne, mais cesse bientôt de pouvoir être suivi, les quelques cellules néoplasiques qui lui font suite ne se propageant pas très loin sous la partie chitineuse. 3° Tout ce qu'on peut considérer comme faisant partie de la gaîne, en plus des coulées chitineuses mentionnées, est représenté par des lobes adipeux foulés et en régression, englobant souvent d'autres parties de nature variée : trachées, muscles, tubes de Malpighi, ceux-ci tranchant vivement sur tout le reste en raison de leurs sphérules brun sombre. La substance chitineuse — ou dérivée de la chitine — constitue un ciment d'union entre ces débris et se montre toute persillée de cavités occupées par les diverses réserves des cellules adipeuses. Elle n'acquiert pas une consistance comparable à celle de la chitine pathologique des gaînes Ires et se dissout presque intégralement ou du moins se désagrége dans la potasse à froid, à l'exception de la partie proximale, qui résiste.

Les différences par rapport à la gaîne de *Cyrtophlebia* sont réelles, mais au fond d'ordre très secondaire. Ici encore nous avons, comme constitutif principal, une coulée de substance chitineuse ou dérivée de la chitine,

dont il faut voir la source dans la partie réfléchie de l'épithélium cutané. Les différences qui surviennent semblent tenir aux conditions où se trouve le parasite, pendant l'opération du forage. La larve de *Meigenia* n'est pas libre, parmi les viscères, comme celle de *Cyrtophlebia*, elle est nichée dans un lobe adipeux et la coulée de chitine modifiée s'infiltre entre les débris de ce lobe détruit en constituant au parasite un revêtement plus hétérogène et d'épaisseur plus inégale. Quant aux cellules néoplasiques, il semble que leur migration le long des coulées chitineuses soit empêchée surtout mécaniquement, par la présence des débris des cellules adipeuses.

Comment faut-il comprendre l'englobement en pleine formation pathologique de la dépouille de_1? La trainée obscure qui passe en dehors de cette dépouille doit être considérée comme le premier début de la gaîne. Il semble d'autre part que, la mue effectuée, le parasite ait happé un nouveau lobe adipeux et se soit en quelque sorte revêtu de ses débris en les repoussant d'avant en arrière jusqu'à l'intérieur de la gaîne en formation, qui a dû par là être repoussée en dehors. Une nouvelle coulée de substance survenant, la garniture interne de la gaîne définitive aurait pris naissance à ses dépens et aux dépens des restes dégénérés qui se trouvaient ainsi interposés entre l'ancienne dépouille et le parasite.

3. Les gaînes secondaires formées chez les insectes adultes ne sont pas d'un type essentiellement différent.

Celle qui se développe chez les forficules autour de *Ceromasia rufipes* est complète, au moins durant tout un temps, comme celle de *Cyrtophlebia*. La FIG. 76 en reproduit, à un faible grossissement et d'après une coupe axiale, la région proximale. On y distingue une couche chitineuse interne relativement épaisse, d'apparence lamellaire, et une couche conjonctivoïde apposée, qui est inégale, assez développée à la base où elle englobe des parties étrangères *m* (muscles?), mais devient de plus en plus mince à mesure qu'on avance distalement.

Les FIG. 77 et 78 montrent à un grossissement moyen deux régions correspondant à peu près au 1er et au 3e quart de la figure précédente. Dans la première les cellules néoplasiques forment un amas irrégulier d'apparence conjonctivoïde, dans la seconde elles s'étalent sur un seul plan et ont de la tendance à s'allonger. La couche cuticulaire est comme feuilletée.

La gaîne formée chez les phasmes autour de *Thrixion* est remarquable par sa réduction en longueur : elle ne forme guère qu'une sorte de collerette

autour de l'arrière-train du parasite, ainsi que nous avons eu l'occasion de le décrire (98). Mais à cette différence près on y retrouve les deux facteurs ordinaires, couche chitinogène et couche chitineuse, la première étant constituée par un amas néoplasique dérivé de l'épithélium cutané.

Le matériel dont nous avons disposé ne s'est pas prêté à l'étude par coupes de la gaîne secondaire trachéenne; mais toutes les données de l'observation *in toto* font supposer la plus grande ressemblance avec les gaînes cutanées.

c. Intervention des cellules migratrices dans la constitution de la gaîne.

Nous ne saurions trop insister sur ce fait que l'origine de la couche conjonctivoïde apposée extérieurement à la couche chitineuse demeure le plus souvent obscure, sans qu'on puisse décider s'il faut la considérer comme une formation néoplasique et épithéliale, ou comme un amas inflammatoire au sens strict, par suite amibocytaire. On rencontre néanmoins des cas où l'indécision est à peu près levée en faveur d'une immigration d'amibocytes. Tel est celui auquel se rapportent les FIG. **70** et **85**. Il s'agit d'une gaîne 1[e] formée chez une chenille de Noctuelle autour de *Echin. fera*. L'invasion a été provoquée expérimentalement, mais cette circonstance ne semble pas avoir ici une grande importance restrictive, étant donné surtout que le parasite est très polyphage et infeste le plus souvent des Noctuelles.

La FIG. **85** donne une idée des rapports généraux. On y reconnaît que le parasite s'est introduit en rampant sous les strates cuticulaires anciennes, tout à fait comme le montre la coupe longitudinale, FIG. **83**, et que l'épithélium, avec les strates jeunes, forme poche au-dessous de lui. Cette poche est absolument continue et très sûrement identifiable même à faible grossissement. Les éléments épithéliaux n'y montrent aucune tendance ni à se modifier, ni à pulluler du côté interne, où ils sont immédiatement recouverts d'une couche de chitine jeune. Et néanmoins on trouve, entre cette couche et une croûte pelliculaire plus âgée qui entoure immédiatement le parasite, tout un épais manteau de cellules à aspect conjonctivoïde. La constitution histologique de cet amas serait insuffisante, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur la FIG. **70** et suivant le sens de la remarque déjà faite, pour renseigner sur son origine; mais sa situation et son isolement entre deux zones chitineuses semblent plaider pour des cellules migratrices, capables

de s'insinuer entre les éléments de la couche épithéliale et de s'accumuler entre les strates de la formation chitineuse [1].

L'étude des coupes correspondant à la région proximale de la gaîne est favorable à cette interprétation, sans l'imposer absolument. On y trouve toute une plage où l'épithélium, sans cesser de se présenter avec ses éléments caractéristiques, est désagrégé par l'interposition de cellules plus polymorphes. En même temps des amibocytes ont afflué de la cavité générale de la chenille et stationnent en nombre vis-à-vis de cette même plage, tandis que dans la gaîne les cellules de la couche intrachitineuse sont plus lâchement amoncelées et s'étendent jusqu'à l'épithélium. Tout cet ensemble de circonstances donne l'impression qu'on assiste à une immigration d'amibocytes à l'intérieur de la gaîne.

Si quelqu'un n'y voulait voir qu'une pullulation locale de l'épithélium et pensait que les faits sont suffisamment expliqués en admettant que les éléments néoformés sont poussés en avant et par côté, entre les strates cuticulaires, l'accumulation des amibocytes, vis-à-vis de la région de pullulation, prendrait alors le caractère d'un amas fortuit. Cela nous parait beaucoup moins naturel.

d. Sur la structure de la couche chitineuse comparée à celle d'une cuticule normale.

La structure de la cuticule normale, chez les Hexapodes, est une question d'histologie fine sur laquelle les auteurs ne se sont pas mis d'accord. Pour beaucoup la *cuticularisation* se ramène à l'excrétion (Henneguy, 04); pour quelques-uns c'est une transformation au moins partielle des cellules chitinogènes, notamment de leurs membranes (Prenant, Bouin, Maillard, 04). La première manière de voir rendrait suffisamment compte de la stratification horizontale, mais elle semble insuffisante pour expliquer la fibrillation verticale, extrêmement manifeste dans un grand nombre de types, et les différenciations locales en nodules ou accessoires variés.

A propos du tubercule stigmatifère de la larve du *Thrixion*, où la cuticule acquiert une épaisseur exceptionnelle, en même temps qu'elle subit une sorte de transformation cornée, nous avons cru pouvoir admettre une structure réductible » à celle d'un fort plateau strié (ou bordure en brosse)

[1] Cette immigration serait l'équivalent pathologique de la très curieuse immigration qui se produit physiologiquement, de dedans en dehors, à travers l'épiderme des Ascidies (Metchnikoff : Leçons sur la path. comp. de l'inflammation, 1892).

ayant ses éléments empâtés dans un dépôt de chitine cornée « (98, p. 187). Cette même idée a été reprise et développée par N. Holmgren (02) qui a cherché à l'appuyer sur un rapprochement morphologique entre cuticules, bordures en brosse, bordures ciliées [1]. Il y aurait aussi d'après lui deux facteurs de structure dans la cuticule : une substance squelettique représentée par une garniture de cils et une substance de remplissage venant du cytoplasme.

Cette manière de concevoir la formation d'une cuticule paraît s'adapter aux faits, à la condition de lui laisser une certaine élasticité et d'admettre que les deux facteurs de structure peuvent non seulement se modifier mais aussi se dissocier. Il y aurait de l'exagération à vouloir que la trame squelettique soit toujours sous forme de cils. Elle peut être représentée aussi par un réticulum régularisé, assez analogue à celui d'une fibre musculaire striée, susceptible de différenciations locales conduisant à diverses formations intracuticulaires, à ces formations par exemple que nous aurons à mentionner un peu plus loin à propos de la fig. 82. D'autre part l'association des deux facteurs n'a rien de nécessaire en soi et on peut concevoir que l'on ait l'un sans l'autre.

La formation des cuticules pathologiques comporte, suivant toute vraisemblance, des modifications pouvant varier d'un cas à l'autre. Lorsque l'assise sous-chitineuse est formée de cellules visiblement comparables aux cellules tégumentaires, rien n'empêche d'attribuer à la couche chitineuse une structure voisine de la structure normale, avec en plus de l'irrégularité dans les éléments de la partie squelettique et une modification plus ou moins profonde de la partie imprégnante.

Il ne semble plus en être de même lorsque la couche sous-chitineuse est réduite à quelques cellules désagrégées ou totalement absentes par places. La cuticularisation alors n'est plus explicable par une transformation sur place d'une partie des cellules ; mais on peut très bien supposer qu'elle est simplifiée et réduite à l'élaboration de la substance imprégnante. Celle-ci serait produite en excès, comme nous l'avons supposé dans nos descriptions, et se déverserait latéralement sous forme de courant, au lieu de rester sur place et d'imbiber simplement la bordure ciliée ou la trame de la membrane.

---

[1] Au sujet des bordures intestinales, Holmgren cite la monographie du *Thrixion* en l'attribuant à Wandolleck. Ce quiproquo s'explique par une association d'idées tenant à ce que M. Wandolleck est auteur d'une étude où la monographie dont il s'agit est assez critiquée (Wandolleck : Zur Anatomie der cyclorrhaphen Diphterenlarven. Berlin, 1899).

De là suit que la coulée peut bien être considérée comme chitineuse, mais n'est pas strictement cuticulaire, bien qu'il soit pratiquement impossible de dire à quel niveau elle cesse d'avoir ce caractère.

e. La gaîne de fixation dans la littérature.

Le motif de cette rapide révision est double : 1° rendre justice aux observateurs qui, pas à pas, ont cherché à débrouiller les rapports entre le parasite et son hôte; 2° éclairer de plus en plus ces rapports en rappelant comment ils ont été compris, toute interprétation ne pouvant manquer de contenir un fond de vérité, même lorsqu'elle est devenue totalement ou partiellement inacceptable. Il ne sera pas tenu compte de quelques travaux qui ne font que mentionner l'existence de la gaîne.

Dufour (1827), ayant observé dans un Pentatomide la larve d'*Ocyptera bicolor* Ol., la décrivit comme munie d'un long siphon caudal, qu'elle aurait introduit dans le métathorax de l'hémiptère pour usurper à son profit un de ses stigmates. Ce tube, qu'il représentait terminé par deux dents chitineuses bien caractérisées (*op. cit.*, pl. II, fig. 2), aurait été un organe de la larve, bien qu'articulé et caduc. Il s'agissait, suivant toute vraisemblance, d'une gaîne IIe extirpée avec le parasite, les prétendues dents n'étant que des saillies irrégulières de la cupule basale déchirée.

Barthélemy (57), se trouvant plus tard en présence d'une larve fixée à la peau d'une chenille par une gaîne I^e^, n'alla pas jusqu'à reconnaître qu'elle était en réalité dans un sac, et crut à une soudure, ou mieux, comme il dit, à une sorte de greffe du parasite sur son hôte : „ Bientôt, à l'aide d'une espèce de soudure qui s'établit entre le parasite et la chenille, le premier se trouve greffé, de manière que son dernier anneau communique avec l'extérieur, et fasse suite à la peau de l'Autosite dont il a la couleur noirâtre “. (*Op. cit.*, p. 112.) Cette idée de greffe semble être une réminiscence d'un autre mémoire de Dufour (37), où il est question d'une larve parasite fixée sur une trachée vésiculeuse de *Andrena aterrima* Panz. [1], et empruntant

[1] On se rappelle que les larves des *Conopidæ* s'accrochent par leurs accidents péristigmatiques aux trachées vésiculeuses des mellifères, et c'est sûrement à un cas du même genre que Dufour a eu affaire. Sa figure attribue à la larve un contour plus fusiforme que celui des *Conopidæ* observés par nous.

Comme quelques autres idées particulièrement aventureuses du célèbre entomologiste, celle d'un hôte envoyant des trachées dans le corps de son parasite paraissait définitivement mise de côté. Embleton (04) a cru pouvoir y revenir, il y a quelques années, à propos d'une larve de Chalcidide (*Comys infelix* Embleton) parasite d'un Coccide, non sans faire remarquer toutefois que dans le

à cette vésicule ses trachées, comme l'abeille lui emprunte les siennes; interprétation foncièrement erronée, mais traduisant néanmoins les premières apparences.

Künckel (79), à propos de la gaîne IIe de *Gymnosoma*, releva justement l'erreur de Dufour et affirma que „ le siphon des Ocyptères et des Gymnosomes est le produit d'une sécrétion chitineuse spéciale et ne fait pas corps avec la larve " (*op. cit.*, p. 352).

Cholodkowsky (1884, cité d'après Giard et Bonnier) s'est occupé d'une gaîne trachéenne chitineuse développée chez des coléoptères carabiques. Il a accepté l'interprétation générale proposée par Künckel, en cherchant à préciser l'origine de la sécrétion. Il lui paraît hors de doute que la poche chitineuse est formée par la couche hypodermique de la paroi trachéenne. C'était un progrès sérieux dans la connaissance histologique de la formation, d'autant plus remarquable que Cholodkowsky, n'ayant rencontré sans doute que des gaînes âgées, ne semble pas y avoir vu de couche cellulaire. Il rapproche les formations chitineuses des formations inflammatoires enveloppant les corps étrangers qui pénètrent accidentellement dans l'organisme des vertébrés, et ce rapprochement lui paraît appuyer l'opinion de ceux qui considèrent la chitine comme l'équivalent physiologique du tissu conjonctif, chez les insectes. Mais on voit aisément qu'une telle assimilation ne peut être poussée au-delà des apparences d'ensemble et de dehors, puisqu'il s'agit d'une part d'une pullulation épithéliale réactionnelle, de l'autre d'une accumulation de cellules migratrices mésodermiques. On ne saurait donc s'en autoriser pour appuyer l'opinion, d'ailleurs très peu en vogue, à laquelle il est fait allusion.

C'est une gaîne cutanée IIe que Sasaki (86) eut à étudier dans son travail sur *Ugimyia* (*Crossocosmia*). Comme beaucoup de gaînes de cette catégorie, elle semble se développer assez peu. L'auteur la décrivit comme une *coupe chitineuse* que le parasite formerait en réunissant et collant avec sa salive (!) des cellules adipeuses et des fibres musculaires.

---

cas dont parle Dufour « there seems some doubt about the interrelationship ». La larve III de *Comys* paraît émettre par ses stigmates un double tronc trachéen qui se ramifie dans le corps de l'hémiptère, et l'auteur ne veut pas décider s'il s'agit là d'un système produit par l'hôte au profit de son parasite (auquel cas viendrait le rapprochement avec *Andrena*), ou de trachées envoyées par le parasite dans le corps de l'hôte.

La dernière hypothèse s'éloignerait peu, comme on le voit, de celle de branchies trachéennes. Bien qu'il soit difficile de dire sur une simple figure quel peut être son degré de vraisemblance, elle aurait au moins l'avantage de ne mettre en avant qu'un type d'organe existant.

MEINERT (90), qui a d'ailleurs rendu hommage en général au mérite du travail de SASAKI, a critiqué justement ses idées sur ce point et fait de cette coupe une dépendance du système trachéen du ver à soie. Pour lui les larves de *Tachina* habitent généralement un sac d'origine trachéenne. s'il s'agit de parasites d'imagos, d'origine hypodermique, s'il s'agit d'espèces introduites par perforation de la peau. La coloration brune de la coupe décrite par SASAKI est due aux déjections du parasite.

Ce travail du savant danois faisait avancer la question en distinguant des sacs trachéens et des sacs cutanés et assignant la véritable origine des uns et des autres. Quelques précisions sont néanmoins nécessaires à ce sujet : il y a des parasites d'imagos dont le sac n'est pas trachéen mais cutané (*Bigonichœta setip.*, *Ceromasia rufipes*....), et il y en a qui ayant pénétré en perforant la peau sont logés dans un sac trachéen (*Blepharidea vulgaris*). La coloration brune de la cupule, ou région proximale de la couche chitineuse, est simplement un phénomène caractéristique de la chitinisation pathologique. Le parasite ne semble pas évacuer de déjections avant la période de sarcophagie. Celles qui sont rejetées durant cette dernière période demeurent enfermées dans la membrane péritrophique et peuvent former au fond de la cupule un amas grossier dont la coloration n'a rien de commun avec celle de la chitine.

L'auteur du mémoire actuel a eu l'occasion de décrire histologiquement la gaine secondaire formée autour du *Thrixion* (98). Elle est très peu développée et a été désignée simplement sous le nom de *bourrelet inflammatoire*, appellation exacte à la condition de l'entendre, comme l'indiquent le texte et les dessins eux-mêmes, d'une pullulation épithéliale réactionnelle. Un peu plus tard une courte note sur *Meigenia floralis* (02) a fourni l'occasion de mentionner une gaîne cutanée secondaire plus complexe, où intervient pour une bonne part le corps adipeux.

ROUBAUD (06) a décrit avec beaucoup de précision la gaîne trachéenne développée chez une larve de *Tipula gigantea* SCHRANK autour de *Siphona cristata* F. Cette gaine est complète durant tout un temps et la structure histologique que l'auteur lui attribue est tout à fait celle des gaines cutanées. Des débris de mues peuvent s'ajouter à l'ensemble [1].

Ce n'est pas sans quelque surprise que l'on voit reparaître dans le tra-

[1] Il est intéressant de remarquer qu'après d'autres observateurs nous avons trouvé la larve de *Siphona cristata* chez des chenilles de Noctuelles. Elle y habite une gaîne trachéenne entièrement pareille à celle décrite par ROUBAUD.

vail si souvent cité de Townsend (08) l'idée primitive de Dufour. La gaine de *Parexorita Cheloniæ* ne serait pas autre chose que l'extrémité anale de la larve, pointue et très chitinisée « by virtue of its exposure to the air » ([1]) (p. 98). Une telle particularité serait propre au pénultième stade larvaire de quelques espèces. Nous ne pouvons que nous associer aux remarques déjà formulées par Nielsen (09) contre cette manière de voir.

Ce dernier observateur traite en détail la question de la gaine ; son travail est de beaucoup le plus documenté qui existe sur le sujet. A l'exemple de Meinert, il examine successivement les parasites de larves et les parasites d'adultes.

Chez les parasites de larves (type : *Ptychomyia selecta* Meig. vivant chez une chenille, *Hyponomeuta evonymella* Scop.), la pénétration sur place donne lieu à une invagination de la cuticule de l'hôte qui forme un « funnel » chitineux ayant à son extérieur une couche de cellules hypodermiques. Ce *chitinous funnel* se continue par une couche sacciforme entourant complètement le parasite, qui est formée de cellules adipeuses vidées et comprimées. Autour du sac, une couche plus ou moins complète de leucocytes, rassemblés autour des cellules hypodermiques et entre elles.

Chez les parasites d'adultes (type : *Viviania cinerea* Zett., vivant chez *Carabus*, *Procrustes*), le parasite est fixé à une trachée par une condensation chitineuse formant *funnel* autour de son arrière-train. A l'extérieur de ce *funnel* est une couche cellulaire formée aux dépens de l'épithélium trachéen. Le *funnel* se continue par une couche solide de cellules adipeuses détruites et comprimées. *Ocyptera brassicaria* F., parasite de *Dolycoris baccarum* F., offre avec son hôte des rapports analogues, à cette exception près qu'il n'y a pas de cellules adipeuses.

Au sujet de cette distinction entre parasites de larves et parasites d'adultes, nous ne pouvons qu'insister sur la remarque déjà faite en rappelant le travail qui l'a probablement inspirée : elle manque d'homogénéité et si l'auteur avait examiné un plus grand nombre d'espèces, il n'aurait pas manqué de rencontrer des parasites de larves logés dans une poche trachéenne

([1]) Le virage d'une formation cuticulaire au brun ou au noir est bien dû probablement à une oxydase ([2]), mais celle-ci agit à l'intérieur des organismes comme au dehors.

([2]) Après avoir rappelé que, d'après Furth et Schneider, le sang et quelques autres tissus de larves et de pupes d'insectes brunissent à l'air sous l'influence de la *tyrosinase*, Dewitz (06) fait observer que la même interprétation s'applique à la cuticule exuviée qui forme le tonnelet.

Dony-Henault et Mlle van Duuren (07) nient, il est vrai, que l'existence des oxydases en général soit prouvée et croient pouvoir mettre les phénomènes sur le compte de catalyseurs même minéraux ; mais il s'agit en tout cas de processus d'oxydation.

et des parasites d'adultes logés dans une gaîne cutanée. Le caractère primaire ou secondaire du soupirail n'est pas utilisé par NIELSEN et le fait historique de la condition de la larve, au moment où la gaîne se développait, est laissé de côté.

Les facteurs de constitution que l'on peut trouver dans une gaîne sont indiqués par cet observateur d'une manière très complète. Néanmoins, pour permettre une comparaison plus précise de ses descriptions avec celles que nous avons données d'après notre matériel, il est nécessaire d'indiquer ici quelques points sur lesquels la coïncidence n'est pas complète.

1° Si nous comprenons bien le résumé de NIELSEN, il y aurait continuité structurale entre le *chitinous funnel* et le *sac-like layer* qui complète la gaîne, mais différence totale de nature, le premier, garni extérieurement de cellules hypodermiques, ayant la signification d'un prolongement de la cuticule, le second consistant simplement en cellules adipeuses dégénérées. Nous pensons que, même dans les cas où la formation épithéliale cesse plus ou moins brusquement, la chitine brune se continue par de la chitine claire qui empâte les cellules adipeuses, si ces cellules interviennent. C'est seulement pour cela qu'il y a continuité structurale.

2° Dans plusieurs figures, NIELSEN interprète comme leucocytes des éléments qui d'après le dessin sembleraient être épithéliaux; tel est le cas fig. 1, où l'assise simple marquée *l* (leucocytes) est dessinée de la même manière que l'épithélium cutané normal; le cas de la fig. 2, où la couche de même désignation, *l*, passe par modifications insensibles à l'épithélium normal. L'auteur admet comme nous que la formation dérivée de l'épithélium peut se présenter comme un amoncellement irrégulier d'éléments, fig. 9; mais alors on ne voit pas bien comment l'amoncellement correspondant, dans la fig. 2, n'est pas interprété de la même manière. En réalité toute distinction entre leucocytes amoncelés et cellules épithéliales néoplasiques est à peu près impossible d'après les éléments eux-mêmes; il n'y a guère que les rapports d'ensemble qui puissent fournir quelques indications.

Rappelons enfin que dans son grand travail sur *Glossina palpalis* ROUBAUD (09*b*) touche incidemment à la question du *calyce* fixateur des larves de Tachinaires et appelle l'attention sur la part qui peut revenir aux dépouilles exuviales dans sa genèse. Le rapprochement avec les glossines, où ces dépouilles sont amenées par une transformation dégénérative à l'état de masse amorphe, noire, cassante, lui fait supposer qu'elles peuvent subir dans le *calyce* des Tachinaires une modification analogue, et de cette façon le parasite contribuerait lui-même à la formation de sa gaîne :

« On peut donc penser, pour une légère partie, à une production propre du parasite, ainsi que l'avait antérieurement conçu Künckel d'Herculais (79), et non pas seulement à une réaction parasitaire des trachées de l'hôte. La dégénérescence des mues en une matière chitineuse compacte, serait utilisée chez les tachinaires pour la fixation de la larve, tandis que chez les larves de glossines c'est une matière de rebut destinée à être évacuée » (*op. cit.*, p. 97).

Rien de plus vrai que l'abandon des dépouilles exuviales dans les gaînes de fixation, et l'on peut bien admettre, comme semble le montrer la fig. **73**, qu'elles peuvent s'y transformer parfois en une véritable doublure interne. Mais ce n'est pas à une sécrétion entendue dans un sens aussi détourné que le texte de Künckel ferait songer; d'ailleurs le sort des dépouilles cuticulaires est extrêmement variable, comme le montre par exemple la fig. **75**, de_2, de_1.

f. Endoparasitisme des Muscides; leur gaîne de fixation comparée au fourreau des Entonisciens.

Envisagée dans son ensemble, la question de l'endoparasitisme des larves étudiées dans ce travail ne peut être l'objet d'un doute pour personne. Rappelons-nous seulement que quelques-unes sont libres dans la cavité générale de l'hôte durant toute leur existence parasitique; que d'autres, avant de se fixer contre un soupirail, vivent libres, ou logées dans un organe interne; que celles même qui vivent à l'état de fixation libèrent à une certaine époque la partie antérieure de leur corps ou leur corps tout entier, pour happer directement les cellules adipeuses de l'hôte.

Le doute pourrait être soulevé néanmoins à propos de la vie fixée.

A prendre les termes rigoureusement et un peu matériellement, la larve est située à l'extérieur par rapport à l'organisme dès qu'elle occupe une invagination ectodermique. Mais on ne peut guère partir de ce seul fait *actuel* pour caractériser le parasitisme, sans quoi on serait amené à dire qu'une larve de *Cyrtophlebia ruricola*, par exemple, qui a été endoparasite quand elle vivait dans un muscle, est devenue ectoparasite maintenant qu'elle est fixée et entourée de sa gaîne IIe complète, et redeviendra endoparasite quand elle en sortira. L'état de fixation contre un soupirail, même en supposant le kyste complet, ne peut être envisagé seul et sans tenir compte des conditions qui l'ont précédé, comme de celles qui le suivront.

C'est ce qu'avaient parfaitement compris Giard et Bonnier (87), quand

ils ont cherché à rapprocher le parasitisme des Tachinaires de celui des Entonisciens. Ces auteurs reconnaissaient bien que les faits mis en avant ne démontraient l'ectoparasitisme qu'autant qu'on devait considérer le fourreau comme développé au lieu d'entrée du parasite. Aussi s'attachaient-ils, pour ce qui est des muscides, à l'idée émise d'abord par DUFOUR et plus tard par CHOLODKOWSKY que l'œuf serait pondu sur un stigmate de l'hôte et que la petite larve s'introduirait dans une trachée, sans jamais cesser d'être en rapport avec l'extérieur. Contre les données apportées en sens contraire par KÜNCKEL (79), d'après lesquelles l'œuf de *Gymnosoma* peut être pondu sur un des segments abdominaux du Pentatomide, et que l'on trouve néanmoins le siphon en rapport avec l'appareil respiratoire, ils faisaient ressortir l'invraisemblance d'une migration du parasite à travers les viscères de l'hôte, avec inosculation consécutive dans l'appareil trachéen.

Cependant le cas de *Gymnosoma* fut confirmé par celui de *Thrixion*; nous eûmes occasion de faire remarquer, en parlant du soupirail pratiqué à reculons par cette larve, et du bourrelet inflammatoire qui en accompagne le percement, qu'une gaine même complète ne suffirait pas pour caractériser des rapports ectoparasitiques (98, p. 74).

ROUBAUD (06) prend la question au point même où l'avaient laissée GIARD et BONNIER. Cet observateur a eu le mérite de décrire avec précision une gaine trachéenne complète à l'état jeune, mais il semble exagérer quelque peu la portée de cette constatation quand il dit qu'elle « permet une compréhension plus évidente de la nature de ces divers organes (de fixation) », que « le parasitisme larvaire de *Siphona* constitue un nouvel exemple d'ectoparasitisme interne, en tous points homologue à celui, bien connu, des Crustacés Entonisciens » (06, p. 1439). On se rappelle que les gaînes IIes aussi bien que les gaines I^es^ peuvent être complètes, durant tout un temps, en sorte que, même en faisant abstraction de l'avenir, on ne pourrait parler ici d'ectoparasitisme qu'en prouvant l'entrée par la trachée. ROUBAUD croit *logique* de l'admettre. Nous la jugeons tout à fait improbable. *Siphona cristata* F. est très vraisemblablement larvipare, ses organes reproducteurs internes étant calqués, d'après nos observations directes, sur ceux de *S. cinerea* MEIG. dont l'utérus postérieur a été trouvé plein de larves par DUFOUR (51, p. 302), et ces larves, comme celles des groupes IV, V, VI, ne peuvent que pénétrer dans l'hôte par perforation de la peau. D'ailleurs l'inosculation avec une trachée, réalisée dans un mouvement de recul, est mise hors de doute, quelque invraisemblable qu'elle put paraitre, par les faits que nous avons exposés.

C. Manifestations éventuelles de la réaction défensive.

a. Protection phagocytaire contre l'infection microbienne.

Si l'on réfléchit à ce double fait, que les insectes sont en général très sensibles à l'infection par les bactéries saprophytes les plus vulgaires (Balbiani, cité par Metchnikoff : *L'inflammation*) et que leur enveloppe cuticulaire est sérieusement intéressée dans l'introduction des larves entomobies, on ne peut qu'être surpris que les individus infestés échappent en si grand nombre à cette seconde catégorie d'ennemis.

Pour expliquer cette immunité, il faut sans doute tenir compte de l'obturation relativement étanche réalisée par le corps même de la larve, quand elle reste sur place, ou par un caillot de sang, quand elle tombe parmi les viscères, mais ces barrières n'interviennent en réalité que lorsque les germes ont pu entrer déjà avec le parasite. Il est donc à supposer que la protection est réalisée principalement par les phagocytes. Leur lutte contre les microbes se livre peut-être avant que ceux-ci aient eu le temps de se multiplier notablement, si bien qu'il n'en reste bientôt plus aucun indice.

Nous avons néanmoins rencontré une larve de *Nematus ribesii* infestée depuis plus d'un mois par un *Ptychomyia selecta*, où la lutte s'était prolongée exceptionnellement et où les amibocytes renfermaient en grand nombre des bactéries phagocytées. Le groupe de cellules représenté fig. 79 est emprunté à une coupe de cette larve, qui a fourni aussi les fig. 68 et 69. Si on en juge par le nombre de bactéries englobées, les phagocytes les plus actifs sont de volumineuses cellules arrondies à cytoplasme clair, à noyau peu distinct. Des éléments beaucoup plus petits, de forme anguleuse, à cytoplasme dense et à noyau très net, renfermant un corps chromatique condensé en une ou deux boules nucléoliformes, se montrent libres de microbes ou en ont très peu. Il n'est pas inutile d'ajouter que le développement du parasite était très en retard, bien que l'hôte lui-même ne donnât pas de signes bien visibles de maladie.

b. Accumulation de phagocytes autour des parasites malades ou morts et autour des dépouilles exuviées.

Nous ne ferons ici que confirmer, en les étendant à l'ensemble des espèces étudiées, des résultats déjà constatés à propos du *Thrixion*.

Les remarques de CUÉNOT, dans ses excellentes *Études physiologiques sur les Orthoptères* (95), ont une portée très générale et résument fort bien le rôle de la phagocytose dans le parasitisme. Les parasites normaux n'éveillent pas généralement la sensibilité des phagocytes. CUÉNOT cite entre autres le cas d'une larve de diptère rencontrée par lui dans le cœlome d'une forficule qui était absolument intacte et autour de laquelle il n'a pas remarqué le moindre essai de phagocytose [1]. Telle est la règle pour les larves libres et saines des insectes entomobies.

Dans les cas de fixation, on observe fréquemment, autour de la gaîne ou sur ses bords déchiquetés, des amas conjonctivoïdes pouvant très bien s'interpréter comme phagocytaires; mais, nous le répétons, l'idée d'une simple tumeur épithélioïde est difficile à exclure, et en tout cas la larve elle-même est indemne.

Il n'en est plus de même lorsque, par suite d'un accident quelconque, les choses ne suivent pas leur cours normal. Que le parasite vienne à tomber de son soupirail, ce qui arrive quelquefois lors d'une mue de l'hôte, il ne cherche ni à s'y fixer de nouveau, ni à en perforer un nouveau, mais demeure errant dans la cavité générale où il ne tarde pas à dépérir, l'air dissous ne suffisant pas actuellement à ses besoins respiratoires. Or, on trouve alors que la gaine dont il est resté entouré brunit de plus en plus dans sa partie chitineuse et s'épaissit par l'accession d'une grande quantité d'amibocytes, en même temps qu'elle s'étend de manière à envelopper à peu près complètement la larve (*Bigonichæta*, *Meigenia*, *Uclesia*).



FIG. 25 *t*. Larve I de *Meigenia floralis* ayant succombé dans la lutte pour la possession de l'hôte, ramassée et entourée d'une capsule conjonctivoïde de phagocytes. Gr. : 56.

Les cadavres des individus qui succombent, dans la lutte pour la possession de l'hôte, peuvent aussi être encapsulés sous une couche épaisse de phagocytes, FIG. 25 *t*, mais le fait est plutôt exceptionnel; à plusieurs reprises nous en avons rencontrés qui avaient déjà la teinte grise caractéristique d'une décomposition avancée et qui étaient aussi exempts de phagocytes que les larves normales.

(1) Pour CUÉNOT, c'était probablement la larve de *Thryptocera* (*Bigonichæta*) *setipennis* FALL., déjà signalée par BOHEMANN chez la forficule. Puisqu'il s'agit d'une larve trouvée libre — dans le cas contraire l'auteur n'aurait pas manqué de mentionner le kyste — et puisque *Big. setipennis* habite tout le temps une gaîne primaire, il faut plutôt la rapporter à *Ceromasia rufipes*, qui vit très longtemps libre, chez les mêmes hôtes, ou à une espèce encore à étudier.

Les dépouilles cuticulaires exuviées dans les mues peuvent rester pendantes au bord intérieur de la gaine, ou même tomber entièrement dans la cavité générale. Dans l'un comme dans l'autre cas on constate le plus souvent, mais pourtant pas toujours, que des amibocytes sont venus former, dans les anfractuosités de leurs replis, des amas plus ou moins riches. La FIG. 80 reproduit un fragment d'une dépouille de *Tach. V.* ainsi envahie par les cellules sanguines de *Chondrostega Vandalicia.* Le caractère de phagocyte s'exprime par un aplatissement particulier du corps cellulaire et par l'émission de prolongements qui assurent l'adhérence contre le corps étranger; ces expansions permettent de comprendre que, d'autres cellules semblables survenant, il se constitue un amas conjonctivoïde. Des vacuoles arrondies, plus que probablement graisseuses — les amibocytes circulants contiennent très fréquemment des boules de graisse — les différencient assez nettement des cellules néoplasiques épithélioïdes.

CHAPITRE IV.

Questions détachées d'éthologie et de biologie en relation avec le parasitisme.

A. L'instinct maternel dans la distribution des germes.

a. Cas où la mouche est en présence d'un hôte normal.

On peut poser comme règle que non seulement elle le reconnait, mais encore qu'elle le mesure en quelque sorte et lui confie un nombre d'œufs proportionné à sa taille. Ce n'est pas douteux pour *Tricholyga major*, par exemple, qui pond ses œufs par unités ou en très petit nombre sur les chenilles de taille médiocre : *Pieris*, *Vanessa*, *Porthesia*, ... et en nombre souvent considérable, 1-18, sur les grosses chenilles de *Macrothylacia rubi* L. Tout se passe comme si la mère avait conscience que certains hôtes ne peuvent nourrir qu'une seule larve.

Mais il existe beaucoup d'espèces qui s'affranchissent de cette règle. On rencontre des larves de *Crioceris asparagi* portant jusqu'à 27 œufs de *Meigenia floralis*; des Pentatomides ou des Lygéides reçoivent en liberté 1-5 œufs de *Gymnosoma*, et en captivité 1-15; la larve de *Nematus ribesi* SCOP. reçoit souvent une demi-douzaine d'œufs de *Ptychomyia selecta* (Gemert)

et la chenille de *Hyponomeuta evonymella* Scop. en reçoit jusqu'à 23 (Copenhague, Nielsen, 09) du même parasite; pourtant dans ces divers cas une seule larve, régulièrement, doit venir à bien, l'hôte ne suffisant pas à en nourrir davantage. A la question de savoir si la totalité des œufs trouvés sur un même hôte provient de la même ponte, ou du moins de la même mouche, on ne peut souvent pas faire de réponse catégorique; cependant l'observation directe nous a montré qu'une femelle de *Ptychomyia* peut en quelques heures déposer jusqu'à six œufs sur une même larve de *Nematus* (1). Mais même en admettant que plusieurs individus peuvent concourir à l'infection d'un hôte donné, il demeure vrai que dans les espèces dont il s'agit les femelles ne s'abstiennent pas de pondre sur lui, bien qu'elles le voient déjà chargé d'œufs.

Il y a, dans cette seconde manière de faire, un gaspillage apparent de germes; pourtant il est aisé de reconnaître que c'est plutôt un sacrifice utile à l'espèce elle-même, ou commandé par des intérêts plus généraux.

D'une part, en effet, la possession définitive de l'hôte devant demeurer au plus robuste des parasites, celui-ci sera probablement d'autant mieux doué qu'il aura évincé un plus grand nombre de concurrents; ce qui est dire que l'espèce tend à se conserver par la survivance de ses meilleurs représentants.

Mais d'autre part une trop grande accumulation des larves dans le même hôte crée un danger commun aux forts et aux faibles, en menaçant prématurément la vie de l'organisme nourricier. Il arrive fréquemment en effet qu'il succombe avant que les larves parasites puissent s'accommoder du régime créophage et elles meurent, elles aussi, sans même utiliser son cadavre (2). Le bénéfice alors n'est ni pour l'espèce de l'hôte, ni pour celle du parasite, mais pour la loi générale de la pondération réciproque des espèces et de leur maintien dans de justes bornes, grâce à d'opportunes limitations mutuelles.

b. Cas où les hôtes ordinaires font défaut.

Sur des mouches prises en pleine période de ponte ou de dissémination de larves, on a fait quelques essais tendant à déjouer l'instinct maternel.

(1) Celle de *Meigenia floralis* nous a fourni, à plusieurs reprises, des résultats analogues.

(2) L'exemple de *Meigenia floralis*, que nous avons pu observer assez en grand à Vals, près Le Puy, en 1899, est frappant à ce point de vue. Plus de 50 % des individus qui étaient restés en possession définitive de l'hôte mouraient avant d'atteindre leur entier développement, le plus souvent parce que l'hôte lui-même succombait avant l'heure.

Ces mouches étaient mises en cage avec des insectes divers autres que les hôtes habituels de leurs larves et alimentées de miel, nourriture qu'elles acceptent toujours avidement. Les résultats observés sont assez variables, mais tendent à montrer que la souplesse de l'instinct, d'ailleurs incontestable, est assez limitée.

1. Les espèces qui infestent avec prédilection des chenilles d'un groupe donné peuvent accepter sans beaucoup d'hésitation d'autres chenilles du même groupe. Des chenilles de *Plusia aurifera*, espèce de provenance exotique, non signalée parmi les hôtes d'*Echinomyia fera*, mais du groupe des noctuelles, ayant cohabité avec une de ces mouches, ont été infestées.

2. Les espèces qui infestent normalement une chenille déterminée peuvent refuser une chenille d'espèce éloignée, alors même que celle-ci vit sur la même plante que l'hôte habituel et présente avec lui de grandes ressemblances homochromiques. C'est ainsi que la femelle de *Cyrtophlebia ruricola* a refusé de confier ses œufs à la chenille de *Bothis polygonalis*, qui vit sur le *Spartium junceum* comme celle de *Spintherops spectrum*, son hôte habituel, et présente de même que celle-ci une large bande dorsale jaune, homochromique avec les fleurs de la plante.

D'autres fois, cependant, l'homochromie et une certaine ressemblance de taille et de formes générales ne paraissent pas sans influence pour amener la mouche à confier ses germes à des hôtes non normaux. Une femelle de *Gymnosoma rotundatum*, qui infeste principalement les Pentatomides, s'est décidée à coller plusieurs œufs sur un *Cassida viridis*, coléoptère dont la couleur verte, les formes larges et déprimées ne sont pas sans analogie avec celles d'un *Piezodorus*. Malheureusement la mouche dont il s'agit n'avait pas été fécondée et les œufs ne se sont point développés.

3. Les mouches maintenues en présence d'insectes à peu près quelconques peuvent leur confier quelques œufs ou quelques larves, mais non sans hésitation et comme en risquant un essai dont elles pressentiraient l'insuccès. Plusieurs exemples de cette manière d'agir ont pu être recueillis.

D'abord celui d'*E. fera* finissant par expulser ses larves au voisinage de grosses chenilles de *Deilephila euphorbiæ*, qui l'avaient tout d'abord laissée indifférente. Nous avons trouvé plusieurs de ces larves soit sur les chenilles, soit sur les pousses d'*Euphorbia characias*, leur plante nourricière. Quelques-unes, parmi celles qui étaient déjà sur le corps des chenilles, ont essayé de s'y introduire en perforant leur cuticule, particulièrement coriace, mais sans y réussir; finalement toutes ont pris leur attitude de repos et sont mortes d'inanition, comme engluées dans une sorte de vernis dont la nature n'a

pu être déterminée ; il n'est pas impossible que ce fût du sang sorti du corps des chenilles dans les essais de perforation [1].

Un exemple plus surprenant, c'est l'acceptation de phasmes par des mouches parasites de chenilles ou d'hémiptères. La femelle de *Cyrtophlebia ruricola* qui a refusé de pondre sur une chenille de *Bothis* a fini par déposer un œuf sur un *Bacillus gallicus* Charp. L'œuf contenait, comme c'est le cas ordinaire chez cette espèce, une larve prête à éclore, bien visible sous le chorion transparent, mais qui est morte sans essayer, semble-t-il, de pénétrer. Une femelle de *Meigenia floralis*, après avoir négligé complètement un autre *B. gallicus* tant qu'il fut bien portant, colla un œuf sur son 10e ventrite lorsqu'il était déjà mourant, et quand une tache brunissante annonçait précisément à cet endroit un commencement de désorganisation. Est-ce une odeur spéciale qui a déterminé l'acte? Le phasme ne survécut qu'un jour.

4. La mouche, d'ordinaire, néglige complètement les insectes par trop éloignés des hôtes habituels. Elle finit alors par mourir après quelques jours, même en présence du miel (*Cyrtophlebia*, *Meigenia*), probablement à la suite de désordres physiologiques amenés par la rétention forcée de la ponte; ou bien elle se délivre, mais en disséminant ses germes sur des supports quelconques, ainsi qu'il semble ressortir du renseignement consigné plus haut, p. 73, relativement à *Echinomyia fera*. Nous avons d'ailleurs constaté ce mode de délivrance désordonnée en dehors des muscides à larves endoparasites, chez un *Calliphora* [2].

B. La lutte entre les concurrents pour la possession de l'hôte.

Si on compare, au point de vue du nombre, les larves jeunes entrées dans un même hôte, et celles qui, ayant acquis tout leur développement, finissent par s'empuper, on trouve des résultats très variables, pouvant se classer sous l'une de ces trois rubriques :

Un petit nombre de pupes (1-2) correspondant à un petit nombre d'entrées (*Compsilura concinnata*, *Tricholyga major* chez certaines chenilles telles que *Pieris*);

---

[1] Nous avons dit ailleurs qu'il n'y a pas d'hémorragie lors de la pénétration des larves de ce groupe, mais cela doit être entendu de la pénétration effective, quand le corps du parasite demeure en place et sert d'obturateur.

[2] La mouche, prise en pleine période de ponte et gardée dans un tube à fermeture très lâche, a déposé contre le bouchon une vingtaine d'œufs. Le bouchon était légèrement enduit de miel, mais il paraît peu probable que la détermination de l'acte soit due à cette circonstance.

Un assez grand nombre de pupes (1-15) correspondant à un assez grand nombre d'entrées (*Cyrtophlebia ruricola*, *Uclesia fumipennis*...);

Un petit nombre de pupes (1-2) correspondant à un assez grand nombre, ou même à un grand nombre (1-25) d'entrées (*Meigenia floralis*, *Gymnosoma rotundatum*, *Sturmia pupiphaga*....).

Le premier et le deuxième cas, où l'on observe un certain balancement entre les sorties et les entrées, — balancement qui, d'ailleurs, n'a rien de mathématique — supposent seulement, de la part de la mouche, l'appréciation instinctive des ressources offertes par l'hôte. Si toutes les larves ne parviennent pas à terme, toutes, à la rigueur, pourraient le faire et les échecs sont imputables à des causes accidentelles; il n'y a pas lieu de s'y arrêter plus longuement.

Le troisième cas suppose l'entrée d'un plus grand nombre de larves que l'hôte n'en peut nourrir et une réduction systématique de ce nombre. Le premier fait comporte un gaspillage de germes dont il a été question déjà; il reste à examiner ici par quels moyens la réduction du nombre des concurrents est réalisée.

1. Élimination des larves surnuméraires résultant d'une lutte directe. — Cette lutte, dans laquelle les individus plus faibles, ou plus attardés dans leur évolution sont tués ou rendus invalides, est particulièrement remarquable chez les espèces qui passent par une période de vie libre, que celle-ci soit ou ne soit pas interrompue par une période de séjour intra-organique. Elle constitue un épisode régulier de la vie du parasite, qui se place, dans les cas les mieux caractérisés, immédiatement avant le percement du soupirail secondaire. Ce n'est qu'après s'être assuré la possession exclusive de l'hôte que l'individu vainqueur se met en mesure de se fixer.

L'avantage est quelquefois très disputé, et au lieu d'une larve susceptible d'un développement ultérieur normal, il n'est pas rare qu'il en reste deux. Elles vont le plus souvent percer leur soupirail en des points éloignés, l'une occupant la partie antérieure du corps, l'autre la partie postérieure (*Sturmia*); mais elles peuvent aussi s'établir côte à côte (*Gymnosoma*) et il est intéressant de constater dans ce dernier cas que les ennemies de tout à l'heure ne cherchent plus désormais à se nuire, tant il est vrai que les actes de l'instinct sont déterminés pour le temps aussi bien que pour l'espèce.

Tous les vaincus de la lutte ne sont pas tués; quelques-uns sont simplement mis hors d'état de percer un soupirail et d'entrer dans la période de développement rapide que cet acte devait inaugurer. L'intérêt réel de

la larve vainqueur n'exigeait pas davantage. Les invalides pourront continuer à son voisinage une existence traînante; elles pourront même muer et grandir quelque peu (*Gymnosoma*), mais les emprunts qu'elles feront à l'hôte seront sans importance. Leur condition de vaincues et de débilitées se reconnaît aisément à leur indolence générale, qui contraste avec leur vivacité passée, et aux blessures qu'elles portent : la cuticule est souvent percée de coups de poinçon isolés (*Meigenia*) ou géminés (*Sturmia*), suivant que la lutte s'est livrée au premier ou au deuxième stade ([1]), les piqûres étant d'ordinaire entourées d'une tache brune; ou bien il existe des meurtrissures internes provenant d'une violente compression locale, et qui entraînent une débilitation générale; dans le cas du *Meigenia* représenté FIG. 26 *t*, un violent coup de croc, reçu en *c*, a déterminé la rupture des deux trachées maîtresses et compromis la fonction respiratoire dans toute la région antérieure du corps.



FIG. 26 *t*. Larve I de *Meigenia floralis* blessée dans la lutte pour la possession de l'hôte. Gr. : 56.

c, cicatrice du coup de croc, auréolée de chitine pathologique; — *cb*, crochet buccal; — *tt*, trachées principales, rompues au niveau de la blessure.

L'armure est différente suivant que la lutte s'engage au stade I, entre larves encore petites et faiblement protégées par une mince cuticule tégumentaire, ou au stade II, quand elles ont grandi.

Dans le premier cas, c'est le crochet buccal qui intervient seul (*Meigenia*, *Gymnosoma*), mais il est juste d'ajouter que chez *Meigenia* il est particulièrement long et saillant.

Dans le second, quand la cuticule est devenue assez épaisse pour défier la simple pression du poinçon buccal, nous voyons apparaître chez *Sturmia* des dispositions destinées à rendre l'agression plus efficace. Nous les décrirons un peu en détail.

L'armure buccale, forte et terminée par un double crochet subulé, demeure l'arme offensive proprement dite. La musculature qui en commande la protraction est robuste et tellement disposée que, lorsqu'elle entre en activité, l'armure pivote autour d'un axe transversal et dirige ses crochets en arrière.

([1]) Chez les larves dont il s'agit, l'armure buccale se termine par un crochet simple au stade I, par un crochet double au stade II.

Un organe cuticulaire spécial, le *plastron sternal*, complète l'appareil vulnérant. C'est une différenciation chitineuse jusqu'ici unique, siégeant sur la face ventrale du segment III, un peu comme la *spatule* des larves de Cécidomyies. Dans son ensemble elle se présente comme une plaque impaire, de contour rectangulaire ou trapézoïdal, de consistance cornée et de couleur noire, qui s'aperçoit sur la ligne médiane, un peu en arrière des crochets buccaux, FIG. 81. Il s'agit en réalité de deux plaques placées l'une à la suite de l'autre et parfois séparées par une suture transversale. Lorsque la larve se ramasse dans l'attitude de la lutte, ces deux pièces se relèvent l'une contre l'autre, l'ensemble du plastron formant une sorte de toit transversal qui se trouve intéressé perpendiculairement à son arête sur la coupe sagittale, FIG. 82.

On voit sur cette figure que le versant antérieur du toit, savoir la région antérieure du plastron, a une autre structure que la région postérieure. Les strates moyennes de la cuticule y ont pris la teinte et la consistance de la chitine cornée; la surface libre y est hérissée de tubercules et de denticules de même nature. Dans la région postérieure, les différenciations cornées sont exclusivement superficielles et paraissent consister en plaques comme encastrées dans la chitine incolore, qui tendent à se disloquer sous le rasoir, mais se trouvent normalement contiguës, peut-être même soudées en un tout [1].

Une particularité très digne d'attention, c'est que, dans l'occision par l'eau chaude, la larve II de *Sturmia* meurt toujours dans l'attitude reproduite sur la coupe. Il semble que ce soit l'attitude qui correspond à la contraction tétanique des muscles les plus prompts, puisqu'ils ont eu le temps d'entrer en activité, sous l'excitation de l'eau chaude, avant d'être figés par la coagulation de la myosine [2]. Or, dans cette attitude, qui sera aisément prise même lorsque l'excitation viendra du contact d'une autre larve, la par-

[1] Les caractères particuliers de l'épithélium sous-jacent, dans toute l'étendue du plastron, et les rapports de la cuticule incolore avec la couche cornée qui s'intercale dans son épaisseur, dans la région antérieure, sont intéressants histologiquement et donnent lieu aux mêmes remarques que le tubercule stigmatifère du *Thrixion* (PANTEL, 98, p. 187 de la Revue) On voit immédiatement sur la FIG. 82 que les cellules chitinogènes sont beaucoup plus grandes que dans les parties voisines du tégument et que, dans la région antérieure, la zone cornée intercalaire envoie, dans la zone incolore qui lui est superposée, un système de franges déliées que l'on retrouve dans beaucoup de plaques chitineuses, et qui font soupçonner là des cils ou des trabécules régularisées, entre lesquels se dépose le ciment chitineux.

[2] Dans les mêmes conditions, la larve I de *Meigenia* meurt à demi-contractée et le croc buccal très exsert.

tie rétro-buccale du segment I et le segment II tout entier sont réduits à l'état de plis serrés et forment, sous les crochets buccaux, le fond d'une anfractuosité, tandis que le bout des crochets peut venir en contact avec le plastron. On conçoit que si le corps de la larve ennemie est saisi entre ces deux pièces, dont l'une agit comme poinçon et l'autre comme appui, elle ne pourra qu'être transpercée, ou du moins fortement meurtrie.

Chez les espèces qui se fixent contre un soupirail Ire, la lutte directe contre les concurrents diminue d'intensité; elle peut même devenir nulle quand les parasites sont entrés par des points trop éloignés pour qu'ils puissent s'atteindre. Lorsqu'ils occupent des places suffisamment rapprochées, il n'est pas rare d'observer chez les plus faibles des marques d'agression directe aussi manifestes que dans les cas précédents. C'est ainsi qu'un assez grand nombre de larves de *Micropalpus comptus* s'étant installées côte à côte chez une chenille de noctuelle, se sont livré au IIe stade une lutte violente où beaucoup ont été transpercées.

2. Élimination sans lutte directe. — En dehors de la lutte à coups d'armure buccale, la réduction du nombre de concurrents peut se produire encore de deux manières.

D'abord mécaniquement, par compression. Toutes les larves présentes se développent normalement, chacune à sa place, jusqu'au moment où la plus avantagée ou la plus précoce entre dans sa période de croissance rapide; mais dès ce moment celle-ci grossit incomparablement plus vite que les autres, et peut les comprimer contre le tégument ou contre les viscères de l'hôte jusqu'à les étouffer (*Echinomyia fera*, *Erigone consobrina*).

Ensuite physiologiquement, par accaparement des vivres ou par altération du milieu. Dès que la larve avantagée est entrée dans sa période de croissance rapide elle détruit à son profit le corps adipeux de l'hôte, ce qui tend à affamer les concurrentes. Bientôt après c'est la sarcophagie proprement dite et la mort de l'hôte; les larves retardataires ne pourraient survivre qu'à la condition de devenir prématurément sarcophages.

3. Remarques bibliographiques. — Un premier exemple d'une lutte directe et intentionnelle pour la possession de l'hôte, chez les larves entomobies des diptères, a été signalé à propos de *Meigenia floralis* dans notre communication préliminaire (02). Des observations confirmatives ont été publiées depuis par VON MEIJERE (04) pour les Conopides et par NIELSEN (09) pour *Ptychomyia selecta* MEIG., *Panzeria rudis* FALL., *Steiniella callida* MEIG., *Carcelia gnava* B. B., *Tachina larvarum* L., *Viviania cinerea* ZETT.

Nielsen distingue très bien, dans la généralité des accidents qui frappent les individus surnuméraires, les cas de mort par simple compression et ceux qui reconnaissent une cause plus directe [1].

Des faits de même ordre, rappelés aussi par Nielsen, ont été publiés à propos d'autres groupes de parasites. Sans reproduire ici cette énumération, il convient de remarquer les résultats généraux qui se dégagent des principaux cas observés et que Ferton (05) souligne justement : c'est au stade I que se livre la lutte de concurrence chez les larves ectoparasites de coléoptères comme chez celles d'hyménoptères, et c'est la larve Ire qui a reçu de la nature des armes spécialement adaptées à ce combat (observations de Valéry-Mayet, 1875, sur les triongulins de *Sitaris colletis*, et de Ferton sur les larves de *Chrysis dichroa*).

Suivant toute vraisemblance, les particularités morphologiques offertes par la larve I des *Platygaster*, endoparasites des larves de *Cecidomyiidae*, n'ont leur raison d'être que dans une lutte éventuelle de concurrence parasitique. Marchal discute assez longuement la forme *cyclopoïde*, dans ses recherches approfondies sur les hyménoptères parasites (04, 06) et, sans accorder une adhésion ferme à l'hypothèse dont il s'agit, il fournit des données qui y conduisent assez naturellement. Il fait remarquer en effet, non seulement que les larves cyclopoïdes seraient remarquablement armées pour une lutte violente, mais aussi qu'elles peuvent coexister au nombre de 1-5 chez un même hôte, tandis que les formes suivantes ne s'y montreront que par unités.

On est donc amené à conclure que chez des espèces à hypermétamorphoses, comme celles qui constituent le groupe des platygastériens, des formes larvaires très spéciales doivent être considérées comme la préparation lointaine d'un incident biologique, plutôt que comme une adaptation à un régime ou à des conditions de vie persistantes.

Le rapprochement de ces faits avec ceux qui viennent d'être décrits chez les larves endoparasites des diptères fait ressortir en même temps d'étroites analogies et quelques différences : analogie dans le fait que chez les diptères le sort des parasites surnuméraires se joue souvent au stade I et qu'il peut exister des différenciations morphologiques visiblement en relation avec le combat où il se décide; différence en ce que la lutte peut

[1] Pour Sasaki (86) une seule larve d'*Ugimyia* (*Crossocosmia*) vient à bien, quoique plusieurs aient envahi le ver à soie, pour un double motif : 1° parce que les chenilles par trop infestées périssent, leur mort entrainant celle des parasites; 2° parce que l'un des concurrents se développe plus vite et accapare les vivres.

être reportée au-delà du stade I, quand la coexistence temporaire de toutes les larves présentes n'a rien de compromettant pour celle qui doit finalement venir à bien ; différence aussi en ce qu'on ne remarque pas toujours de particularités morphologiques spécialement relationnées avec le combat, l'armure buccale des larves de muscides constituant d'ordinaire par elle-même un instrument vulnérant suffisamment efficace.

C. Données diverses relatives au cycle évolutif.

a. Développement préembryonnaire et embryonnaire.

Le développement préembryonnaire, savoir l'évolution des cellules sexuelles des dernières générations, est particulièrement précoce chez les mâles de quelques espèces, telles que *Cyrtophlebia ruricola*, où on trouve déjà chez la larve Ire des colonies de spermatocytes I en accroissement, ou même en division de maturation.

Jusqu'ici nous n'avons pas identifié l'ovaire dans des larves aussi jeunes, mais la précocité du développement préembryonnaire se manifeste en tout cas plus tard, par l'état avancé des chambres ovulaires au moment de l'éclosion de la mouche. Tandis que dans la généralité des espèces les ovarioles ne contiennent à cette époque aucun œuf de forme et de grandeur définitives, ils en renferment plusieurs chez *Thrixion Halidayanum*, *Ceromasia rufipes*, *Bigonich. setipennis*, ainsi que nous l'avons remarqué ailleurs ; c'est très probablement toute la portée effective qui est prête à descendre dans l'utérus. Chez *Gymnosoma*, sans avoir contrôlé avec précision l'état des ovaires à l'éclosion, nous avons pu remarquer que la ponte survient dès le 2e jour.

Quant au développement embryonnaire proprement dit, compris entre la fécondation de l'œuf et l'éclosion de la larve, il peut s'effectuer suivant un type rapide, comparable à celui bien connu des *Calliphora*, ou suivant un type lent. Sa durée se détermine avec une précision relative, et des comparaisons deviennent possibles, surtout dans les espèces ovipares, en remarquant que l'œuf ne séjourne qu'exceptionnellement dans l'utérus, et que par suite le moment de la ponte coïncide très sensiblement avec celui du passage sous les spermathèques, ou de la fécondation. Dans un cas exactement suivi chez *Meigenia floralis*, le temps compris entre la ponte et le percement du soupirail secondaire a été de deux jours, ce qui suppose, pour le développement embryonnaire seul, une durée assez courte. Chez

Ptychomyia selecta, nous avons trouvé les larves installées dans leur gaîne primaire, contre un soupirail à bords déjà bruns, dès le troisième jour après la ponte.

Pour d'autres espèces, dont *Tricholyga major* peut être considéré comme le type, le développement de l'embryon demande un temps notablement plus long, mais il est impossible pour le moment de préciser davantage, la date de la ponte n'ayant pu être connue.

b. Développement larvaire.

α. *Remarques préalables sur le nombre et les caractéristiques morphologiques et physiologiques des stades larvaires.*

Il n'y a plus de motifs, à l'heure actuelle, de chercher à prouver que les larves de diptères entomobies subissent deux mues, intercalées entre l'éclosion et la mise en pupe, et par suite parcourent trois stades. Cette donnée biologique, établie en 1861 par Leuckart pour les larves de muscides créophages, ne fut pas tout d'abord, il est vrai, étendue aux larves entomobies : après Barthélemy (57), qui avait attribué à une larve de Tachinaire indéterminé trois mues, Meinert (90*b*) distinguait encore chez *Ugimyia sericariæ* quatre stades larvaires [1] et Townsend (08), tout récemment encore, vient d'émettre la même idée au sujet de *Parexorista (Carcelia) Cheloniæ* [2]. Cependant le nombre trois a été retrouvé successivement dans nos recherches sur *Thrixion* (98) et *Meigenia* (02), dans celles de v. Meijere (04) sur les *Conopidæ*, et de Nielsen (09) sur tous les *Tachininæ* et les *Dexiinæ* qu'il a étudiés. Inutile d'ajouter que ce nombre s'est maintenu constant chez toutes les espèces étudiées dans le présent travail.

Morphologiquement, les stades larvaires sont très nettement caractérisés par les diverses formations chitineuses, telles que les plaques stigmati-

[1] Les *laminæ respiratoriæ status tertii*, op. cit., figure 4, ne peuvent être que des plaques stigmatiques du stade II, comme celles représentées figure 3. Les différences qui se remarquent entre ces deux figures sont du même ordre que celles qu'on rencontre souvent chez une même espèce et à un même stade.

[2] L'auteur a très exactement reconnu le stade I auquel la petite larve ressemble à ses congénères, le stade II auquel elle est presque dépourvue d'épines et le dernier stade durant lequel elle devient libre dans le corps de la chenille. Seulement il a été amené par ses idées particulières sur la cupule chitinisée de la gaîne — pour lui une cuticule spéciale de la larve — à intercaler un *pénultième stade*.

ques et l'armature buccale. NIELSEN vient de consacrer à ces différenciations locales de la cuticule et de ses dépendances un grand nombre de figures, qui constituent une importante contribution à la connaissance des espèces, et faciliteront la détermination de ces parasites, que l'on rencontre si souvent par unités isolées.

On s'est beaucoup moins occupé de la caractéristique physiologique, et on ne peut guère, en effet, s'attendre à voir les attributs de cet ordre varier par sauts brusques parallèlement aux changements cuticulaires. Il est très sûr néanmoins que si l'on compare d'un côté le premier stade et de l'autre le troisième, on ne peut qu'être frappé de leur différence au point de vue des phénomènes nutritifs. Le premier constitue une période de vie paresseuse et de croissance lente, durant laquelle la larve se nourrit peu et emmagasine peu, sa croissance en dimensions extérieures pouvant paraître considérable, mais étant plutôt comparable à une distension qu'à un remplissage. Le dernier se caractérise immédiatement comme un temps de vie très active et de croissance rapide, durant lequel la larve charge ses éléments trophiques — surtout les cellules adipeuses et les cellules intestinales — d'une énorme quantité de réserves, en même temps qu'elle amène l'ensemble de ses organes à leur état de complet développement. Le IIe stade est une période de transition se rapprochant davantage tantôt du Ier, tantôt du IIIe.

L'opposition entre ces deux états de l'activité physiologique générale se manifeste entre autres dans une résistance très inégale aux conditions défavorables du milieu. Les larves primaires sont comparables à ce point de vue à ces Batraciens des aquariums de laboratoire mal entretenus, que l'on a amenés par accoutumance à un état de vie ralentie et qui peuvent supporter sans inconvénient une longue inédie : comme eux elles vivent chichement, mais paraissent bien résister à une baisse éventuelle de l'alimentation. Les larves tertiaires sont comme ces mêmes animaux subitement soumis à un régime abondant et devenus incapables, une fois le mouvement trophique fortement lancé, de supporter un rationnement un peu sévère : elles ne peuvent vivre qu'en absorbant beaucoup. Lorsqu'une chenille passe brusquement à un état de vie ralentie, sous l'influence des conditions climatériques, par exemple, les parasites qu'elle héberge se montrent très inégalement sensibles à la suppression partielle de vivres qui en résulte pour eux, et — résultat en apparence paradoxal, que les remarques précédentes permettent néanmoins d'entrevoir — ce sont les plus misérables qui résistent le mieux. Dans un lot de 150 chenilles de *Chondrostega Vandalicia* chassées

à Uclés en janvier 1905, après une période prolongée de neige, et qui étaient abondamment infestées par *Tach. V.*, toutes les larves primaires se trouvaient en bon état, tandis que les larves secondaires et tertiaires étaient presque toutes mortes en place, dans leurs gaînes. Celles-ci ayant été saisies par la crise lorsque leurs éléments anatomiques étaient déjà entrés dans une période d'échanges rapides, n'avaient pu s'adapter aux conditions nouvelles.

β. *Durées respectives des stades larvaires.*

Les espèces offrent à ce point de vue de très grandes différences. Quand le développement global est rapide, les trois stades peuvent prendre une importance à peu près équivalente, comme dans le cas de *Meigenia floralis* que nous avons eu l'occasion de signaler (02). Dans le cas contraire, ce sont en général les premiers stades, ou seulement l'un d'eux, tantôt le premier, tantôt le deuxième, qui se prolongent. Le stade I est particulièrement long chez *Compsilura* (quatre mois dans certaines chenilles de *Pieris*), *Tach. V.* (plus de deux mois), *Uclesia* (plus d'un mois), alors que les stades II et III pris ensemble durent peu.

Le stade II est généralement court. On le reconnait à cette circonstance que, dans une chenille infestée par plusieurs larves contemporaines, on peut trouver en même temps les trois stades (*Cyrtophlebia ruricola*, *Tach. V.*) C'est un stade de transition, marqué surtout par l'établissement de conditions respiratoires mieux adaptées à un métabolisme actif. Pourtant, chez plusieurs espèces, c'est précisément celui-là qui se prolonge et devient la période de plus grande résistance (*Pelleteria prompta*, *Ceromasia rufipes*).

γ. *Durée du développement larvaire global.*

Elle dépend avant tout de conditions intrinsèques, c'est-à-dire de l'espèce elle-même. Réduite à quelques jours chez *Meigenia* (huit) et *Ptychomyia* (onze), que l'on peut appeler espèces à développement rapide, elle atteint plusieurs mois chez *Bigonichæta*, *Ceromasia rufipes*, *Echinomyia fera*, *Uclesia fumipennis*, qui doivent par opposition recevoir le nom d'espèces à développement lent. On voit, en comparant cette dernière donnée avec ce que nous avons dit plus haut au sujet de *Bigonichæta* et de *Ceromasia*, qu'un développement préembryonnaire précoce n'entraine pas un développement embryonnaire rapide.

La durée du développement larvaire est en outre subordonnée à diverses conditions extrinsèques.

1. Tout d'abord à la nature de l'hôte. Cette influence est particulièrement sensible chez *Compsilura*, dont l'évolution se modèle en quelque sorte sur celle de la chenille qui l'héberge : rapide chez les *Acronycta* et les *Vanessa* où elle ne dure que quelques semaines, elle devient lente chez certains *Pieris* où elle peut atteindre plusieurs mois [1]. *Tricholyga major* se développe de même suivant un type rapide chez les *Vanessa* et suivant un type lent chez *Macrothylacia rubi*.

2. A l'état de prospérité ou de souffrance de l'hôte. La larve de *Tach. V.* accélère très sensiblement sa maturation lorsque la chenille de *Chondrostega* qu'elle habite est mal nourrie, et le fait nous paraît être général pour les espèces qui ne passent pas par une période de sarcophagie, c'est-à-dire pour celles que nous considérons comme les mieux adaptées à la vie parasitique. Elles vivent de graisse tant que leurs crochets buccaux peuvent en atteindre les réservoirs, puis de sang, mais quand celui-ci devient pauvre en matériaux nutritifs, par suite de l'épuisement de l'hôte, cette modification semble les déterminer à mettre fin, par une maturation précoce, à leur existence larvaire.

3. A la concurrence parasitaire. L'évolution est moins rapide, le parasite prend plus largement son temps et accumule une plus grande quantité de réserves lorsqu'il n'a pas, ou n'a que peu de commensaux. Le fait est manifeste chez *Winthemyia* vis-à-vis des commensaux de son espèce. Manifeste aussi chez *Compsilura* vis-à-vis des concurrents de son espèce ou d'espèces étrangères : lorsqu'il infeste au nombre de 4-5 exemplaires une chenille d'*Acronycta aceris*, il tue rapidement son hôte et l'abandonne pour s'empuper avant que la tache brune péristigmatique ou juxtastigmatique, qui se forme ordinairement lorsque la chenille ne loge qu'une ou deux larves, ait eu le temps d'apparaître (Vals près Le Puy-en-Velay, juillet 1901). S'il cohabite chez *Pieris* avec des microgastériens, il peut arriver que ces hyménoptères, plus précoces, abandonnent l'hôte encore vivant mais épuisé, tandis que la larve de *Compsilura* est encore au stade I. Dans ce cas elle accélère sa double mue et accomplit son œuvre de sarcophagie sur la chenille, au lieu d'attendre la chrysalidation, comme c'est le cas normal chez cet hôte (Sarria, décembre 1906).

[1] Nous l'avons observée en mars dans des chrysalides de *Pieris* récoltées en novembre (Sarria, 1907).

4. A la saison enfin et tout spécialement à la température. Dans un lot de chrysalides de *Pieris* récoltées en automne, dont les unes sont indemnes, les autres infestées par *Compsilura*, il se fait un partage : quelques papillons éclosent avant l'hiver, leur évolution continuant à suivre le type estival, mais d'autres retardent leur éclosion jusqu'au printemps. Or, le parasite fait exactement de même : quelques individus achèvent en quelques jours leur développement larvaire et sortent pour s'empuper, tandis que d'autres ne sortiront qu'à la fin de l'hiver ou au printemps (Sarria).

c. Développement nymphal.

α. *Distinction de deux types de développement nymphal chez une même espèce.*

Lorsqu'on recueille en nombre des pupes d'une même espèce et sensiblement de même âge, il arrive fréquemment que le lot se partage en deux parties : quelques exemplaires évoluent rapidement et la mouche paraît après quelques jours, ou tout au plus après quelques semaines; les autres évoluent lentement et c'est seulement l'année suivante, en général au printemps, que la mouche éclôt. Le développement nymphal se trouve ainsi dédoublé en un type rapide ou ordinaire et un type lent; celui-ci répond manifestement à une adaptation biologique dont le but est d'assurer la conservation de l'espèce pendant la saison rigoureuse et peut recevoir le nom de type d'hivernage (1).

On observe ce double type de nymphose chez *Bigonichæta setipennis*, *Cyrtophlebia ruricola*, *Thrixion Halidayanum* (Tavares, 06), *Gymnosoma rotundatum* (2) et, probablement, on le retrouvera chez beaucoup d'espèces, peut-être chez la totalité des espèces adaptées à un seul hôte ou à un petit nombre d'hôtes *(monophages* ou *oligophages)* (3). Par contre nous n'avons observé qu'un type simple, bien qu'éminemment élastique, chez *Compsilura*, espèce *polyphage* par excellence.

(1) C'est peut-être à l'état de pupe que les muscides supportent le mieux le froid, ainsi qu'il résulte des observations de Roubaud (08) sur *Glossina palpalis* R. D.

(2) Kunckel (79) a mentionné le type lent, et nous avons observé nous-même le type rapide.

(3) L'existence du double type de nymphose a été sommairement énoncée pour une espèce non déterminée dans notre communication préliminaire sur *Meigenia* (02) et confirmée depuis pour *Thrixion* par Tavares, pour *Tachina larvarum* par Nielsen (09).

La nymphose d'hivernage apparaît ainsi comme le moyen qui permet aux parasites oligophages d'attendre annuellement le retour de leurs hôtes de nécessité. Là est la réponse à la question que nous nous étions posée à propos de *Thrixion* (98), de savoir si, en automne et en hiver, cette mouche parasiterait d'autres hôtes que les phasmes.

Pour les espèces polyphages, les conditions sont assez différentes. La spécialisation parasitique n'y est pas aussi étroite et, les hôtes de suffisance étant nombreux et de types divers, les mouches peuvent en trouver, pour leur confier leur progéniture, à toutes les époques de l'année. Le mécanisme de la conservation de l'espèce ne repose plus ici sur un dédoublement du type d'évolution, qui n'aurait pas d'utilité, mais sur la multiplicité et la diversité des hôtes.

Considéré en lui-même, ce dédoublement est une particularité biologique fort remarquable. On ne voit pas bien pourquoi, sur la totalité des individus correspondant à une même date d'empupage et soumis aux mêmes conditions actuelles, quelques-uns sont frappés, à l'exclusion des autres, d'un ralentissement d'évolution à la suite duquel on aura deux dates d'éclosion si distantes. Quoi qu'il en soit, c'est une particularité probablement très répandue. Chez plusieurs de nos espèces, nous avons constaté soit une nymphose rapide (*Meigenia*, *Blepharidea*), soit une nymphose lente (*Hyria*, *Siphona*, *Tach. V.*), qui font probablement partie d'un cycle dédoublé, dont le terme complémentaire est à découvrir.

β. *Variations de faible amplitude.*

En plus des variations de grande amplitude, qui paraissent être propres à une catégorie d'espèces, il en existe d'autres de faible amplitude communes à toutes, et pouvant porter sur les types simples comme sur les types dédoublés. Celles-ci dépendent surtout de la température et, plus généralement, de la saison. Chez *Compsilura*, dont il suffit d'apporter l'exemple, les durées observées ont été de 13-17 jours en été (Vals, Gemert), de 18-19 jours en automne (Sarria) et de 30-60 en hiver (Sarria).

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Vaney et Conte (03), qui ont trouvé, pour la durée de la nymphose chez *Degeeria funebris* Meig., trois semaines à la température du laboratoire et huit jours à 35°.

Il y a toutefois un optimum de température au dessus duquel on atteint

bientôt la limite de résistance. A cet égard, nos observations confirment celles de ROUBAUD (08) sur *Glossina palpalis*, savoir qu'une exposition un peu prolongée au soleil tue les pupes.

D. Influence de l'hôte sur les caractères morphologiques du parasite.

a. Variations générales de la taille par rapport au type ordinaire.

Il existe, dans les espèces à larves parasites, des races de taille notablement supérieure à celle du type, dont l'origine n'est autre que leur parasitisme chez des hôtes où elles trouvent une surabondance de ressources alimentaires.

Tel est le cas d'un *Meigenia floralis* qui infeste, aux environs du Puy, une larve de coléoptère phytophage très dodue (*Timarcha?*), tandis que le *M. floralis* type parasite des larves de *Crioceris*, beaucoup plus petites. Les dimensions de la première forme sont très supérieures, à tous les stades du cycle évolutif, à celles de la seconde ; les œufs mesurent 800 μ au lieu de 600 et la mouche, soumise à l'examen d'un savant spécialiste, a été considérée par lui comme *M. floralis v. major* (ined.). Mais les différences de taille sont les seules que nous ayons pu reconnaître. La durée de l'évolution larvaire a été plus longue que pour le type, ce qui est conforme à la loi ci-dessus indiquée.

Inversement, il peut exister des races naines ayant pour point de départ le parasitisme chez un hôte plus grêle que celui du type. Nous en verrions volontiers un exemple dans le *Thrixion halidayanum*.

Nous ne connaissions cette espèce que des femelles de *Leptynia hispanica* BOL. et de *Bacillus gallicus* CHARP. TAVARES (06) a découvert, chez une petite variété portugaise de *Leptynia attenuata* PANT., la *v. Barretii* TAV., un parasite infestant de préférence les mâles, que l'auteur s'abstient d'identifier catégoriquement avec le *Thr. halidayanum*, mais qui ne peut être que lui. Cette découverte est intéressante, en ce qui regarde le parasitisme chez des mâles, non seulement parce qu'elle réduit à néant les considérations bien inutiles que nous avions cru devoir faire, à propos du caractère substitutif de la castration parasitaire chez *Leptynia* [1], mais aussi parce qu'elle nous

[1] Ce caractère ne pourrait plus être soutenu qu'au moyen de rapprochements forcés et sans signification.

montre le parasite dans des conditions de subsistance toutes nouvelles, et conduisant à des mouches beaucoup plus petites que le type ordinaire : c'est à peu de chose près un cas inverse de celui du *Meig. floralis v. major*.

b Diminution individuelle de la taille.

Les variations qui viennent d'être signalées, celles du moins qui regardent le *Meigenia*, semblent avoir la valeur des caractères de race et se transmettre par hérédité. D'autres demeurent individuelles et ne retentissent pas sur la reproduction, si ce n'est quantitativement, pour modifier le nombre des germes.

On en trouve des exemples dans tous les cas où de nombreux individus de la même espèce vivent dans le même hôte et parviennent au terme de leur évolution. Il y a toujours alors des retardataires qui sont encore loin de leur taille normale quand les vivres vont leur manquer, accaparés par les plus avancés; il se peut néanmoins qu'ils puissent accélérer leur maturation en utilisant quelques restes et s'empuper, mais la pupe et plus tard la mouche demeurent tellement au-dessous du type ordinaire qu'au premier coup d'œil on les rattacherait à une autre espèce (*Compsilura*, *Uclesia*).

Des larves vivant par unités, mais chez des hôtes accidentellement incapables de les conduire à leur taille normale, peuvent de même donner des imagos extrêmement petits (*Echinomyia fera*).

c Les conditions de l'hôte influent-elles sur le développement des ailes?

Dans l'intéressant travail cité plus haut, Tavares signale un autre effet d'une alimentation insuffisante chez les parasites des *Leptynia* mâles, savoir l'absence d'ailes. A prendre cette absence dans toute la rigueur du terme, ce serait un phénomène fort curieux, que nous n'avons pas remarqué dans nos espèces.

S'il s'agit d'ailes existantes mais qui ne parviennent pas à se défroncer, nous serions porté à y voir un accident qui se produit en effet dans les élevages de mouches, mais relève, dans les cas connus de nous, de causes immédiatement assignables sans remonter au parasitisme.

Le défroncement des ailes est un acte subordonné à tous ceux qui tendent à mettre la jeune mouche en état de liberté, et par suite à la résorption de l'ampoule frontale, instrument mécanique de tous les travaux accomplis pour cela; aussi peut-on remarquer qu'il est différé tant que la

mouche lutte pour se libérer [1]. Si, à sa sortie du puparium, elle se voit enfermée dans un récipient d'assez petites dimensions, tels que sont souvent les tubes d'élevage, nous l'avons vue se comporter, suivant les cas, de deux façons différentes. Tantôt, après quelques tentatives infructueuses pour sortir, elle prend position sur un support, comme si elle se résignait à un état de liberté relative, résorbe son ampoule, ce qui la met dans l'impossibilité de faire désormais un effort pour triompher d'un obstacle quelconque et défronce ses ailes. D'autres fois, au contraire, elle continue les tentatives d'évasion jusqu'à épuisement de ses forces et meurt les ailes ramassées comme au moment de l'éclosion.

Les choses se passent de la même manière dans un cocon résistant de chenille, lorsque l'empupage a eu lieu à son intérieur, comme il arrive fréquemment pour *Uclesia*. Les mouches ne parviennent pas toujours à forcer cette seconde barrière et finissent par mourir l'ampoule saillante et les ailes ramassées.

---

[1] L'ampoule ne se montre exsertile qu'autant que l'hémolymphe demeure accumulée dans la tête, et les ailes ne peuvent se défroncer que si cette même masse liquide est poussée dans les espaces lacuneux qu'elles comprennent dans leur épaisseur.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS LES PLUS GÉNÉRALES.

Prise de possession de l'hôte.

1. Bien que le parasitisme des diptères entomobies ne soit guère moins diversifié dans la manière d'exploiter l'hôte que dans celle de l'envahir, c'est néanmoins celle-ci qui semble particulièrement propre à le caractériser et qui peut servir, par suite, à distinguer des groupes parasitiques.

2. En adoptant cette base, et donc en tenant compte à la fois de la conformation de l'œuf et de l'appareil femelle, très étroitement relationnés avec la prise de possession de l'hôte, en ayant égard au caractère intra-, ou extra-maternel du développement embryonnaire et aux particularités biologiques ou éthologiques de l'introduction de la jeune larve, on peut distribuer l'ensemble des espèces étudiées en dix groupes distincts (Ch. I).

3. Chacun de ces groupes répond à un type particulier de parasitation, mais les espèces qui le constituent peuvent être très diverses par l'ensemble de leurs affinités (effet de convergence par adaptation parasitaire).

Exploitation de l'hôte.

a. Sarcophagidæ (Miltogrammidæ ?).

4. Un premier système, propre jusqu'ici aux *Sarcophagidæ* et probablement aux *Miltogrammidæ*, consiste en ce que la larve parasite, après s'être introduite de vive force dans le corps de l'hôte, erre librement parmi ses viscères, sans contracter avec eux de relation spéciale ; durant toute son existence entomobie, elle s'alimente d'hémolymphe et de réserves adipeuses, respire au moyen de l'air dissous dans les liquides où elle baigne et ne perfore la peau que pour aller s'empuper au dehors. Ce mode d'existence, très comparable à celui des larves d'hyménoptères endoparasites, est surtout remarquable par l'adaptation du métabolisme général et de la fonction respiratoire en particulier : le parasite vit dans son hôte à peu près comme

vivent les organes de celui-ci, aux dépens des réserves et de l'oxygène dissous dans l'hémolymphe.

b. Conopidæ.

5. Les larves des *Conopidæ* se comportent comme les précédentes, à cela près qu'elles montrent une plus grande exigence vis-à-vis de l'oxygène, et se mettent en rapport avec l'air extérieur en maintenant leur appareil stigmatique accroché au système trachéen de l'hôte.

c. Tachinidæ.

6. Dans la grande sous-famille des *Tachinidæ*, la larve se montre encore plus avide d'oxygène gazeux, et contracte, pour l'atteindre directement, des rapports très caractéristiques : durant une période plus ou moins considérable de son existence entomobie, parfois durant toute cette existence, elle maintient ses stigmates postérieurs contre un *soupirail* pratiqué dans la peau *(soupirail cutané)*, ou dans le système trachéen *(soupirail trachéen)* de son hôte, et y provoque le développement d'une *gaîne de fixation*.

7. Le soupirail peut être simplement le trou de prise de possession, un orifice pratiqué par la larve de dehors en dedans, au moyen de son armure buccale *(soupirail cutané primaire)*; mais c'est souvent une perforation distincte, produite de dedans en dehors, dans un mouvement de recul et au moyen de l'armature des stigmates postérieurs (*soupirail secondaire*, *cutané* ou *trachéen*). Parfois un stigmate de l'hôte contre lequel le parasite applique ses propres stigmates tient lieu de soupirail.

8. La gaine de fixation constitue, autour du parasite, une poche plus ou moins complète, et comprend fondamentalement une couche chitineuse interne et une couche cellulaire externe, en continuité respectivement avec la couche chitineuse et la matrice chitinogène des lèvres du soupirail. On doit distinguer des *gaînes primaires*, toujours cutanées, et des *gaînes secondaires*, pouvant être cutanées ou trachéennes, suivant la nature du soupirail correspondant. L'adjonction d'organes foulés et en dégénérescence complique souvent les gaînes de fixation, surtout les gaînes secondaires.

9. Un soupirail primaire suppose que la larve s'est introduite d'elle-même en perforant la peau de son hôte, mais sans tomber tout à fait dans la cavité générale. Un soupirail secondaire n'implique par lui-même aucun mode particulier d'introduction, mais présuppose une période de vie

errante parmi les viscères de l'hôte, période dont les débuts peuvent être interrompus par un séjour temporaire à l'intérieur d'un organe particulier : ganglion nerveux, intestin, muscle, gonade....

10. Dans quelques espèces la larve s'alimente, durant toute son existence entomobie, de sang seul (hémophagie : *Thrixion*), ou à la fois de sang et de réserves adipeuses (hémo-stéatophagie : *Gymnosoma*, *Bigonichaeta*, *Hyria*...); elle ne semble pas abandonner de déjections, sauf, tout au plus, au moment où elle va s'échapper.

11. Chez le plus grand nombre, le régime change subitement à une certaine époque du IIIe stade larvaire, lorsque le parasite entre dans une phase de croissance rapide, la stéatophagie faisant place à une sarcophagie décidée; le parasite sort de sa gaîne pour devenir libre parmi les viscères de l'hôte qu'il ravage rapidement; il abandonne alors d'abondantes déjections.

12. La période de séjour temporaire à l'intérieur d'un organe est marquée par un régime un peu spécial. Les substances provenant de l'histolyse des éléments mortifiés peuvent sans doute être utilisées par le parasite, mais il parait se nourrir surtout et respirer comme feraient les éléments anatomiques dont il tient la place, aux dépens des plasmas qui filtrent jusqu'à lui (plasmophagie). La raison d'être de l'habitat intra-organique ne doit pas être cherchée dans un régime spécialement raffiné, mais dans les avantages d'une protection plus complète et d'un approvisionnement nutritif plus riche, spécialement dans une distribution plus abondante d'oxygène [1].

13. La période de séjour dans une gaîne complète, qui isole le parasite des viscères de l'hôte, mais demeure physiologiquement perméable, correspond également à un régime de plasmophagie, mais le cas diffère du précédent en ce que les échanges respiratoires portent ici sur l'air gazeux.

14. Les espèces qui ne deviennent pas sarcophages abandonnent leur hôte sans en amener directement la mort. La sortie peut se faire à reculons et par le soupirail (*Thrixion*), mais le plus souvent elle a lieu par une déchirure pratiquée dans le tégument au moyen de l'armure buccale; cette lésion s'ajoute à l'épuisement parasitaire général pour compromettre gravement l'existence de l'hôte (*Gymnosoma*, *Hyria*...). Le parasite évadé s'empupe sous un abri quelconque, ou dans la terre.

[1] La condition privilégiée des centres nerveux, au point de vue respiratoire, se manifeste notamment par la présence de remarquables cellules trachéolaires, dont quelques-unes à *noyau perforé*.

15. Parmi les espèces qui deviennent sarcophages, quelques-unes s'empupent dans la dépouille grossièrement vidée de leur victime, les autres s'échappent par une déchirure qu'elles y pratiquent pour aller s'empuper au dehors ; on en trouve qui se comportent indifféremment de l'une ou l'autre manière.

Dégâts parasitaires et réaction défensive dans le parasitisme intra-organique.

a. Cas du parasitisme intranerveux

16. Les coupes d'un ganglion parasité montrent la larve dans une logette ou kyste résultant d'une destruction locale de cellules, non d'un simple écartement. Rien ne prouve pourtant que les cellules aient été dévorées comme telles, il est bien plus vraisemblable qu'elles ont dégénéré à la suite de meurtrissures et de foulages qui ont dû s'étendre de proche en proche.

17. A cette action du parasite les cellules diverses constituant le centre nerveux ne répondent pas de la même manière. Pour les cellules conjonctivoïdes sous-névrilématiques et les cellules intercalaires profondes, la dégénérescence n'est pas limitée à la zone qui entoure immédiatement le kyste, mais s'irradie plus ou moins au delà ; c'est surtout remarquable pour les grandes cellules intercalaires profondes (pigmentaires, chez diverses espèces) que l'on trouve parfois en pleine dégénérescence au milieu d'un massif de cellules ganglionnaires saines. Celles-ci maintiennent le mieux leur intégrité ; les destructions y sont à peu près limitées au voisinage immédiat du kyste et le mouvement de multiplication cinétique, caractéristique de certains éléments nerveux, chez les larves métaboliques, n'est pas arrêté, si même il n'est pas activé par la réaction défensive; cette réaction amène d'ordinaire la réintégration complète de l'organe, lorsque le parasite abandonne ce site de première élection, et le phénomène paraît marcher très vite.

b. Cas du parasitisme intra-intestinal.

18. Une lutte manifeste s'établit entre les actions destructives du parasite (compressions, lésions mécaniques par les harpons péristigmatiques ou les crochets buccaux) et une réaction régénérative très nette, l'une et l'autre s'irradiant par voie centrifuge à partir du centre de dévastation et pouvant s'étendre à tout l'intestin.

19. Aux débuts de la lutte, la réaction défensive comporte un fonctionnement très actif des cellules épithéliales de remplacement. Les coupes montrent alors, au-dessous des cellules malades, des cellules jeunes tendant à se disposer en série, qui s'accroissent en hauteur en les repoussant. Cet état de choses paraît correspondre à une période pendant laquelle la réaction défensive conserve l'avantage.

20. Lorsque les dégâts s'aggravent, les cellules de remplacement ne se montrent plus en séries régulières, mais montent sans ordre, par groupes isolés, à travers les corps cytoplasmiques des cellules malades et sont bientôt frappées elles-mêmes de dégénérescence, avant d'avoir atteint leur forme et leurs dimensions définitives; les noyaux, surtout ceux des cellules anciennes, subissent des altérations structurales, montent vers la périphérie et finissent par être expulsés dans la lumière intestinale, tandis que les corps cellulaires se vacuolisent et se liquéfient sur place.

c. Cas du parasitisme intratesticulaire (castration parasitaire directe).

21. La presque totalité des éléments anatomiques finit par être détruite, non point sous les morsures directes du parasite, qui paraissent toujours très limitées, mais en succombant dans une lutte toujours fatale, dont le champ s'étend par irradiation progressive; leur destruction, même dans ce cas communément appelé *castration parasitaire directe*, a un caractère prononcé de dégénérescence indirecte (on peut trouver des éléments normaux au voisinage immédiat du parasite, d'autres, situés plus loin, étant en pleine désagrégation).

22. La dégénérescence finit par donner un magma granuleux où persistent longtemps des noyaux fortement gonflés et altérés dans leur structure.

23. Les cellules sexuelles sont particulièrement labiles et disparaissent rapidement sans laisser de traces reconnaissables. Les cellules d'enveloppe ou de cyste paraissent lutter plus longtemps, rétractent leurs expansions et se tuméfient comme si elles utilisaient, en s'hypertrophiant, les matériaux de désagrégation des cellules sexuelles.

d. Cas du parasitisme intramusculaire.

24. L'introduction du parasite dans une fibre musculaire entraîne une destruction locale directe de la structure (piochage au moyen du croc buccal

et foulage général); l'irritation pathologique consécutive tend à s'irradier avec une lenteur relative, la cellule pouvant montrer longtemps des parties d'aspect normal, à côté d'autres complètement histolysées, où le parasite plonge dans une matière granuleuse.

25. Les noyaux d'une même fibre montrent une résistibilité très inégale. Les plus jeunes (forme arrondie, taille petite, chromatine réticulaire) maintiennent encore leur intégrité quand déjà les plus âgés (forme allongée, chromatine morcelée) sont sérieusement atteints. L'altération débute par une tuméfaction générale et un morcellement de l'élément chromatique. Souvent il survient des divisions directes; les noyaux finissent par devenir flottants dans le magma histolytique.

26. L'altération de la substance contractile semble débuter par la disparition de la striation transversale, d'où un aspect fibrillaire qui se conserve assez longtemps, ainsi qu'une colorabilité rappelant celle de l'état normal ; des bandes de substance ainsi modifiée courent entre les séries de noyaux en affectant une allure de plus en plus irrégulière et finissent par perdre toute trace de structure.

Réaction défensive manifestée par le développement des gaînes de fixation.

a. Cas des gaînes cutanées primaires.

27. La structure fondamentale d'une gaîne primaire, telle du moins qu'elle se montre dans la région proximale, tend à faire envisager cette poche comme le résultat d'une invagination des lèvres du soupirail, invagination où se conserveraient les deux facteurs anatomiques du tégument : matrice chitinogène et couche chitineuse. L'invagination a le caractère d'une formation pathologique réactionnelle, développée en réponse à l'irritation résultant de la morsure et du foulage du parasite. L'état pathologique s'y manifeste en général : 1° par le changement de forme, la pullulation et l'amoncellement désordonné des éléments ; 2° par une hyperproduction de substance chitineuse ayant de la tendance à se répandre en couche irrégulière autour du parasite ; 3° par une hyperproduction d'oxydases amenant un brunissement inégal et par places de la chitine ; 4° par des dégénérescences plus ou moins marquées et généralisées, suivant les régions.

28. Dans la région distale, la couche cellulaire sous-chitineuse prend souvent une épaisseur très irrégulière et se complique par l'englobement de formations étrangères (lobes adipeux, muscles, tubes de Malpighi...); elle semble pouvoir s'interpréter alors avec une vraisemblance presque égale soit comme le résultat d'une pullulation épidermique, soit comme une accumulation et une fixation d'amibocytes. Dans le premier cas on aurait affaire à une sorte de formation néoplasique rappelant un épithélioma, dans le second à un phénomène d'inflammation proprement dite. La première manière de voir rendrait mieux compte de la présence de la chitine, la seconde serait sans doute plus conforme aux faits généraux observés ailleurs. Il n'est pas impossible qu'une pullulation néoplasique et une accumulation inflammatoire se superposent dans le phénomène total et tendent à lui imprimer, suivant leur prédominance occasionnelle, leurs traits propres.

29. Dans quelques cas (gaine formée chez une chenille de Noctuide autour d'*Echinomyia fera* très jeune, chez la larve de *Nematus ribesi* autour de *Ptychomyia selecta* même âge), la couche sous-chitineuse est formée d'une assise unique de cellules maintenant très longtemps leur caractère manifeste de cellules tégumentaires et chitinisant abondamment.

b. Cas des gaînes cutanées secondaires développées chez les chenilles, ou chez d'autres larves.

30. Chez *Spintherops*, la gaîne secondaire développée autour de *Cyrtophlebia* se présente comme une invagination ou une réflexion sur le parasite de la chitine tégumentaire jeune (les strates anciennes forment, sans se réfléchir, les bords déchiquetés du soupirail) et de l'épithélium correspondant. La couche chitineuse s'étend très loin sur le parasite et peut l'envelopper entièrement. La couche cellulaire se disloque bientôt à partir de la région proximale, et n'est plus représentée, sur une étendue plus ou moins considérable, que par des éléments de nature douteuse (néoplasiques? inflammatoires?). La dépouille exuviale de la larve I forme une doublure enclavée dans la couche chitineuse, près du soupirail. Un tel état de choses s'explique le mieux en admettant que la chitine est élaborée au voisinage même du soupirail par les cellules d'aspect à peu près normal, qui forment là la partie réfléchie de l'épithélium; en réponse à l'irritation parasitaire, ces cellules entreraient en hyperactivité et l'excès de chitine, au lieu de se solidifier sur place, s'écoulerait autour du parasite, en entrai-

nant peut-être les éléments du bourrelet néoplasique disloqué. Le processus rappellerait pour le fond le mode de production d'une *membrane péritrophique*.

31. Chez la larve de *Crioceris*, la gaîne secondaire formée autour de *Meigenia floralis* ne diffère de la précédente que par des circonstances de détail. Le constitutif principal de la formation est toujours une coulée de chitine pathologique, brunissante par places (présence d'oxydases), imputable à la partie réfléchie de l'épithélium qui avoisine le soupirail. Cette coulée fort irrégulière se délamine en plusieurs feuillets, dont l'un forme le revêtement interne de la gaîne, l'autre ou les autres s'insinuant, comme des infiltrations, entre des débris d'organes foulés et dégénérés, et le tout constituant un manchon irrégulier et hétérogène. Parmi ces restes d'organes, il faut surtout mentionner ceux du lobe adipeux où la jeune larve est généralement nichée, lors du percement du soupirail secondaire.

c. Cas des gaînes cutanées secondaires développées chez des Insectes adultes.

32. Essentiellement du même type. La coulée de chitine est lamelleuse, la couche cellulaire apposée généralement peu importante et très disloquée.

33. La gaine développée chez les phasmes autour de la larve de *Thrixion* est très réduite, elle ne forme guère qu'une collerette autour du tubercule stigmatifère du parasite. La couche cellulaire semble dériver d'un bourrelet néoplasique, plutôt que d'un amas phagocytaire.

d. Intervention des cellules migratrices.

34. Bien qu'il soit très difficile en général de se prononcer sur l'origine de la couche cellulaire apposée à la couche chitineuse, dans la gaîne de fixation, il ne manque pas d'exemples où la présence de cellules migratrices ne saurait guère y être mise en doute. Tel est le cas d'une gaîne primaire formée chez une chenille de Noctuide autour d'*Ech. fera*, où l'on trouve une couche conjonctivoïde comprise entre deux feuillets chitineux, et indépendante de la couche épithéliale simple qui tapisse extérieurement toute la chitine.

e. Structure de la couche chitineuse de la gaîne comparée à la structure d'une cuticule tégumentaire.

35. Une cuticule tégumentaire normale peut être considérée comme ayant deux facteurs de structure : une sorte de squelette constitué par un

plateau strié (bordure en brosse), ou par un réticulum régularisé, assez analogue à la charpente d'une fibre musculaire striée, et un ciment d'union. Ces deux facteurs paraissent être dissociables; la couche chitineuse de la gaîne ne serait pas autre chose, dans les cas où on ne peut admettre sa formation sur place, qu'une coulée plus ou moins désordonnée de la substance unissante.

f. Gaîne de fixation des Tachinaires et fourreau des Entonisciens.

36. Dans aucun des cas jusqu'ici connus, la gaîne même complète des Tachinaires ne peut être mise en avant comme une preuve d'un ectoparasitisme interne comparable à celui des Entonisciens.

Manifestations éventuelles de la réaction défensive dans l'organisme infesté.

37. Les phagocytes de l'organisme infesté sont toujours inactifs vis-à-vis des parasites normaux. Ils interviennent : 1° dans les cas d'infection microbienne par le soupirail, en englobant activement les bactéries; 2° dans divers incidents anormaux de la vie parasitique, en se fixant sous forme de manteau conjonctivoïde sur des parasites malades, ou morts, ou sur les dépouilles exuviales. Ces interventions ont un caractère plutôt exceptionnel.

Instinct maternel dans la distribution des germes.

38. Parmi les mouches qui collent leurs œufs sur le corps de l'hôte, quelques-unes semblent proportionner leur ponte à la taille de celui-ci, tandis que d'autres lui confient un excès de germes souvent considérable.

39. Le gaspillage apparent, dans ce second cas, doit être interprété comme un sacrifice profitable, en général, à l'espèce : la possession définitive de l'hôte devant demeurer au plus robuste des parasites concurrents, elle se conservera par la survivance de ses meilleurs représentants. Mais il arrive aussi que l'accumulation excessive des jeunes larves chez un même hôte détermine à la fois sa mort prématurée et, par suite, celle de tous les parasites; le bénéfice alors est d'ordre plus élevé, et doit être cherché dans la loi de limitation mutuelle des espèces trop envahissantes. Des faits de même ordre s'observent chez les espèces larvipares.

40. Quelques essais tendant à déjouer l'instinct maternel, en substituant aux hôtes ordinaires d'autres insectes, montrent que la souplesse de cet instinct est très réelle, mais limitée.

Lutte entre les concurrents.

41. Les cas sont très fréquents où les larves présentes chez un même hôte, quel qu'ait été leur mode d'introduction, sont plus nombreuses que celles qu'il peut nourrir. L'élimination des surnuméraires est souvent le résultat d'une lutte directe se livrant à une époque déterminée, et pour laquelle les combattants sont très spécialement armés (*Sturmia*); d'autres fois elle a lieu par voie indirecte : soit mécaniquement, par la compression et l'écrasement des plus faibles; soit physiologiquement, par accaparement des vivres ou altération du milieu.

Cycle évolutif.

42. Le développement des cellules sexuelles est d'une précocité très inégale chez les diverses espèces : chez la plupart aucun ovocyte ne possède, à l'éclosion de la mouche, sa forme et sa grandeur définitives; chez quelques-unes (*Bigonichæta setipennis*, *Ceromasia rufipes*, *Thrixion Halidayanum*) plusieurs — probablement tous ceux qui représentent la portée effective — sont prêts à descendre dans l'utérus. Le développement embryonnaire proprement dit peut s'effectuer suivant un type rapide, comparable à celui des muscides communes (*Meigenia*), ou un type lent (*Tricholyga*).

43. Il existe chez toutes les espèces étudiées trois stades larvaires correspondant, chacun, à un physiologisme très distinct, ne comportant pas néanmoins des variations aussi brusques que celles des attributs morphologiques. Le premier stade constitue une période de vie paresseuse et de croissance lente; le dernier une période de vie active, de croissance rapide et d'accumulation de réserves; le deuxième est en général une époque de pure transition et, comme tel, dure peu; chez quelques espèces, néanmoins, il participe des caractères du premier et se prolonge. Le stade III est généralement le plus court, sauf chez les espèces à développement global rapide.

44. La durée du développement larvaire global dépend avant tout de conditions intrinsèques : il y a des espèces à développement rapide (*Mei-*

genia, *Ptychomyia*...) et des espèces à développement lent (*Bigonichæta*, *Ceromasia rufipes*, *Echinom. fera*, *Uclesia*...). Elle dépend aussi de conditions extrinsèques : nature de l'hôte, son état général de prospérité ou de souffrance, concurrence parasitaire (le parasite prend plus largement son temps quand il n'a pas, ou n'a que peu de concurrents), saison....

45. Les espèces oligophages possèdent un double type de développement nymphal : un type rapide, de quelques jours ; un type lent, de plusieurs mois. Ce dernier est un type d'hivernage permettant à l'espèce d'attendre la réapparition de l'hôte ou des hôtes de nécessité.

46. Les espèces très polyphages semblent avoir un type de nymphose simple (non dédoublé), mais éminemment élastique.

Influence de l'hôte sur le développement du parasite.

47. Il semble exister, chez les espèces à larves parasites, des races caractérisées par une taille supérieure ou inférieure à la normale, dont l'origine n'est autre que leur parasitisme chez des hôtes plus grands ou plus petits (*Meigenia*, *Thrixion*).

48. Dans l'espèce typique elle-même, ou dans une même variété, il existe d'énormes variations individuelles de la taille, tenant aux conditions de l'existence parasitique.

Définition de quelques termes employés dans cette étude.

Appareil pneumatique ou **respiratoire**, ensemble des parties du chorion spécialement structurées en vue de la respiration de l'embryon, envahies par l'air gazeux à partir d'une certaine époque ; c'est une généralisation du terme appliqué par Leydig au *polygonage aérifère*, fig. **17***B* ; les *plages aérifères continues*, fig. **33**, **39**, et les *cryptes respiratoires*, fig. **2**, *cr*, sont d'autres formes du même appareil.

Cellules conjonctivoïdes (**cellules sous-névrilématiques**), éléments non nerveux formant l'assise périphérique des centres nerveux des insectes, mais ne pénétrant pas parmi les cellules ganglionnaires, fig. **57**, *csn*.

Cellules intercalaires (**cellules profondes** ou **de soutien**), éléments non nerveux situés entre les cellules conjonctivoïdes et les cellules ganglionnaires ou parmi celles-ci, pigmentifères chez quelques espèces, fig. **54**, **57**, *cs*.

Conducteur micropylaire, amas d'apparence muqueuse surmontant le micropyle chez un grand nombre d'espèces et constituant un obturateur physiologiquement perméable aux spermies, fig. **4**, **11**, **32**....

Coquille déhiscente, celle que la jeune larve fait éclater suivant des lignes ou des sutures indiscernables avant l'éclosion, mais nettement définies, fig. **3** ; il existe des coquilles non déhiscentes d'où la larve doit sortir par perforation, fig. **7**, **8**, et d'autres qu'elle fait éclater suivant une simple déchirure (coques minces, fig. **17-22**, **32-39**...).

Entomolymphe, liquide incolore sécrété par les cellules chitinogènes et comme injecté dans les espaces intracuticulaires où plongent certains éléments sensitifs, ou entre l'ancienne cuticule et la nouvelle au moment de la mue, lorsqu'il n'existe pas de glandes ecdysiques spéciales, comme chez les muscides ; dans la monographie du *Thrixion*, ce liquide a été désigné sous le nom d'*ostracolymphe*, plus conforme à la terminologie de Huxley, mais pouvant prêter à confusion.

Gaîne de fixation primaire, poche développée par voie réactionnelle autour de la larve parasite lorsqu'elle maintient ses stigmates postérieurs contre le trou de pénétration (*soupirail primaire*), figures du texte pages 108, 109 et fig. **65**, **83** (le *siphon respiratoire* de Künckel correspond à la partie proximale de certaines gaînes allongées, pouvant être primaires ou secondaires) ; une gaîne primaire est toujours cutanée.

Gaîne de fixation secondaire, cette poche lorsque le parasite applique ses stigmates contre un orifice pratiqué de dedans en dehors dans la peau (*soupirail secondaire cutané*), ou dans une trachée de l'hôte (*soupirail secondaire trachéen*), FIG. **71**, **75** et figures du texte pages 122, 123 ; une gaîne secondaire est cutanée ou trachéenne.

Inoculateur d'œufs, organe chitineux formant la terminaison extérieure de l'ovipositeur et servant à porter en place, dans le corps de la victime, l'œuf du parasite ; dans le groupe de *Compsilura concinnata*, il est comparable à une aiguille creuse de chitine, FIG. **44**, *i*, et **47**.

Larve primaire, secondaire, tertiaire (**larve I. II, III**), larve aux stades I, II, III. Les recherches actuelles établissent nettement sur l'exemple de *Meigenia floralis* que, chez les muscides, l'exuviation de la membrane vitelline se fait suivant le même mécanisme que l'ecdyse, avec intervention de l'entomolymphe *lc*, FIG. **7**, et a par conséquent la valeur d'une mue contemporaine de l'éclosion ; néanmoins, pour ne pas modifier le langage reçu, on n'a tenu compte que des deux mues intercalées entre l'éclosion et l'empupage et considéré la vie larvaire proprement dite comme divisée en trois tronçons. D'autre part, l'existence d'espèces comme *Meigenia floralis*, *Sturmia pupiphaga*, qui offrent à des stades déterminés des attributs morphologiques nettement spécialisés en vue de la lutte de concurrence parasitaire, justifie l'adoption des termes « larve primaire, secondaire... » en usage pour les parasites dits à hypermétamorphoses et reposant sur un fondement tout pareil ; ces désignations peuvent être maintenues, mais à la condition de ne pas être restreintes à un groupe, ou à une particularité d'organisation : chaque stade a ses caractéristiques dans chaque espèce [1].

Œuf macrotype, ou **microtype**. Ces deux qualificatifs ont été employés pour distinguer deux catégories d'œufs courts, correspondant respectivement aux séries de FIG. **1** à **6**, **9** à **16**.

Organe incubateur, utérus incubateur (**réservoir ovo-larvigère** de DUFOUR), partie infraspermathecale de l'utérus postérieur chez les espèces larvipares ou ovilarvipares

Perforateur, organe corné préparant l'introduction de l'inoculateur ; dans le groupe de *Compsilura*, il a la forme d'un crochet comparable à une sonde cannelée, FIG. **44-46**, *p*.

Perforation primaire, acte par lequel la larve parasite s'introduit dans son hôte à travers le tégument.

Perforation secondaire, acte par lequel la larve, déjà introduite et après une période plus ou moins prolongée de vie sans rapport direct avec l'extérieur, pratique un orifice de prise d'air dans le tégument de l'hôte, ou dans son système trachéen.

[1] Conformément à cette idée, FERTON (05) prévient qu'il a donné le nom de *larve primaire*, suivant le terme consacré pour les Vésicants, à la larve de *Chrysis* spécialement armée pour le combat.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Cette liste ne contient que les ouvrages ou notices directement consultés et indiqués dans le texte par les deux derniers chiffres de leur date de publication, exceptionnellement par la date complète. Les nombres entre crochets mis à la suite de la mention bibliographique indiquent les pages du présent mémoire où l'ouvrage est cité.

1849 *Apetz, J. G.* : In Entom. Zeit. v. Stettin, X. Jahrg., p. 61 [66, 67].

1890 *Balbiani, E. G.* : Études anatomiques et physiologiques sur le tube digestif des *Cryptops;* Arch. de Zool. exp. et gén., 2e série, t. 8 [134].

1857 *Barthélemy, A.* : Études anatomiques et physiologiques sur un Diptère tachinaire, parasite de la chenille du *Sphinx euphorbiæ* et sur ses métamorphoses; Ann. des Sc. nat., Zool., 4e série, t. 8 [108, 151, 170].

1904 *Bauer, V.* : Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 10 [118, 129, 133].

1895 *Benedicenti, A.* : Recherches histologiques sur le système nerveux central et périphérique du *Bombyx mori;* Arch. ital de Biol., t. 24 [118].

1878 *Berger, E.* : Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden; Arb. aus dem Zool. Inst. der Univ. Wien, t. 1 [131].

1909 *Berlese, A.* : Gli Insetti; Milano, I [40].

1883a *Brauer, Fr.* : Zwei Parasiten des *Rhizotrogus solstitialis* aus der Ordnung der Dipteren; Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, I. Abth., Jahrg. 1883 [69 (*)].

1883b » : Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien; Denk. Ak. Wien, 47 [47 (*)].

1894 *Brauer, Fr.,* u. *Bergenstamm, J. E. (von)* : Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. VII. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Muscaria schizometopa* (excl. *Anthomyidæ*). Pars IV; Denkschr. der K. Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Classe, Bd. 61 [33, 94, 105].

(*) Cité par erreur sous la simple indication (83)

1897 *Bruel, L.* : Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen von *Calliphora erythrocephala;* Inaug. Dissert., Jena, 1897 [38, 39, 40].

1906 *Bugnion, E.* : Les œufs pédiculés du *Cynips tozæ* et du *Synergus reinhardi;* Bull. soc. Vaud. sc. nat., V. 42 [101].

1890 *Cajal, S. R.* : Coloration par la méthode de GOLGI des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes; Zeit. wiss. Mikrosk., Bd. 7 [119].

1908 *Cholodkowsky, N.* : Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen; Zool. Anz., Bd. 33 [58, 84, 85].

1906 *Collinge, W. E.* : Note on the deposition of the eggs and larvæ of *Œstrus ovis* L.; Journ. of economic Biol., vol. 1 [35].

1907 *Coquillet, D. W.* : A new Phorid genus with horny ovipositor; The Canadian Ent., vol. 39 [98].

1870 *Cornalia, E.* : L'Ugi o il parassita del filugello al Giappone (*Ugimyia sericariæ* RONDANI); Bull. Soc. Ent. Ital., ann. 1 [53, 54].

1895 *Cuénot, L.* : Études physiologiques sur les Orthoptères; Arch de Biol., t. 14 [159].

1908 *Deegener, P.* : Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose. II. Teil : *Malacosoma castrensis* L.; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 26 [134].

1909 » : Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil : *Deilephila euphorbiæ* L.; Arch. f. Naturg. von WIEGMANN, 75. Jahrg. [134, 135, 136].

1906 *Dewitz, J.* : Der Einfluss der Wärme auf Insektenlarven; Centr. f. Bakt. Parasitenk. u. Infekt., II^te Abth., Bd. 17 [154].

1907 *Dony-Hénault, O.*, et *Melle van Duuren, J.* : Contribution à l'étude méthodique des oxydases dans les tissus animaux; Bull. Acad. royale de Belgique [154].

1827 *Dufour, L.* : Mémoire pour servir à l'histoire du genre *Ocyptera*; Ann. Sc. nat., t. 10 [54, 97].

1837 » : Recherches sur quelques Entozoaires et larves parasites des Insectes Orthoptères et Hyménoptères: Ann. Sc. nat., t. 7 [96, 151].

1844 » : Anatomie générale des Diptères; Ann. Sc. nat., 3e série, Zool., t. 1 [60, 61].

1851 » : Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères; Mém. des Sav. étrangers, t. 11 [29, 47, 57, 62, 63, 64, 95, 103, 157].

1904 *Embleton, A. L.* : On the Anatomy and Development of *Comys infelix* EMBLETON, a Hymenopterous parasite of *Lecanium hemisphericum*; Trans. Linn. Soc., 2^d ser., vol. 9 [151].

1905 *Ferton, Ch.* : Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (3e série); Ann. Soc. Ent. de Fr., vol. 74 [168].

1885 *Frenzel, J.* : Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26 [134].

1893 *Giard, A.* : In Bull. Soc. Ent. Fr., t. 62, p. LXXXV [93].

1894 » : In » » » » t. 63, p. CIII [92, 93].

1887 *Giard, A.*, et *Bonnier, J.* : Contributions à l'étude des Bopyriens; Travaux de l'Institut Zool. de Lille et du Laboratoire de Zool. marit. de Wimereux, t. V [156].

1885 *Girard, M.* : Traité élémentaire d'Entomologie, t. III [54, 92, 97].

1904 *Haller, B.* : Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65 [129, 131].

1893 *Heim, F.* : In Bull. Soc. Ent. Fr., t. 62, p. XLVIII [92].

1894 » : Réponse à M. A. GIARD, à propos de la tarière (!) d'un Diptère femelle et du champignon entomophyte *Isaria tenuis;* Ann. Soc. Ent. Fr., t. 63 [92].

1888 *Henking, H.* : Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46 [35].

1904 *Henneguy, Fr.* : Les insectes, Paris [149].

1892 *Henneguy, F*, et *Binet, A.* : Contribution à l'étude microscopique du système nerveux larvaire de *Stratiomys longicornis* Sc.; Ann. Soc. Ent. Fr., t. 61 [131].

1896 *Holmgren, E* : Ueber das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen; Festschrift Wilhelm Lilljeborg, Upsal [119].

1902 *Holmgren, N.* : Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insecten; Anat. Anz., Bd. 21 [150].

1904 » : Ueber vivipare Insecten; Zool. Jahrb., Abth. f. Syst., Bd. 19 [38, 47, 57, 61, 64, 65, 84].

1898 *Hunter, S. J.* : Parasitic influences on *Melanoplus;* Kansas University Quarterly, vol. 7 [58].

1879 *Künckel d'Herculais, J.* : Observations sur les mœurs et métamorphoses du *Gymnosoma rotundatum* LINN.; Ann. Soc. Ent. Fr., Ve série, t. 9 [97, 108, 152, 156, 157, 174].

1894 » : Les Diptères parasites des Acridiens : les Muscides vivipares à larves sarcophages. — Apténie et castration parasitaire; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118 [58, 105].

1884 *Laboulbène, A.* : Note descriptive et anatomique sur l'*Alophora aurigera* EGGER; Ann. Soc. Ent. Fr. [95].

1853 *Lacaze-Duthiers, H. (de)* : Recherches sur l'armure génitale femelle des insectes; Paris [92].

1907 *Lahille, F.* : La langosta y sus moscas parasitarias; An. del minist. de Agricult. Rep. Argent., t. 3, nº 4 [58, 59, 105].

1867 *Leydig, Fr.* : Die Eierstock u. die Samentasche bei den Insecten; Nov. Act. Leop. Carol., Bd. 33 [65].

1892-95 *Lowne, Th. B.* : Anatomy and physiology of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*); London [40].

1835 *Macquart* : Histoire naturelle des Insectes, Diptères; Paris [54, 104].

1897 (*) *Marchal, P.* : Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites; Ann. Soc. Ent. Fr., vol 66.

1906 » : Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. II. Les Platygasters; Arch. de zool. exp. et gén., 4e série, t. 4.

1896 *Marchand, E.* : Observations sur l'*Echinomyia fera* L.; Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la Fr., t. 6 [40, 62, 65, 73, 89].

1904 *Meijere, J. C. H. (de)* : Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandschaft der Conopiden; Tijdschr. voor Ent., 46e deel [95, 97, 106, 167, 170 (**)].

1890_a *Meinert, Fr.* : How does the *Ugimyia*-larva imbed itself in the silkworm?; Ann. a. Magaz. of nat. Hist., vol. V, sixth series [55, 153].

1890_b » : *Ugimyia*-larven og dens Leje i Silkeormen; Ent. Med., 2. Bd. [170].

1899 *Ménégaux, A.* : Sur un curieux parasite du ver à soie (*Ugimyia sericariæ* RONDANI), d'après les recherches de SASAKI; Bull. Sc. de la Fr. et de la Belgique, t. 32 [52, 54].

1890 *Mik, Jos.* : *Ugimyia sericariæ* ROND., der Parasit des Japanischen Seidenspinners; Wiener Ent. Zeit., 9. Jahrg. [54].

1905 *Minchin, E. A.* : Report on the anatomy of the tsetse-fly (*Glossina palpalis*); Proc. R. Soc., series B, vol. 76 [84].

1909 *Nielsen, I. C.* : Iagttagelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder; Entom. Meddel., 2. R., 4. Bd. (Dissert. inaug., avec résumé en anglais) [34, 70, 73, 95, 125, 154, 161, 167, 170].

1887 *Osten Sacken, C. R.* : On Mr. PORTCHINSKI's publications on the larvæ of Muscidæ; Berl. Ent. Zeitschr., Bd. 31 [48].

1898 *Packard, Alph. S.* : Text-book of Entomology; New-York [101].

1898 *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* ROND., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie

(*) Cité par erreur sous la date 1904.

(**) Cité par erreur sous l'indication (04*a*).

d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. XV [46, 108, 117, 120, 148, 150, 153, 157, 166, 170, 175].

1902 *Pantel, J.* : Sur la biologie du *Meigenia floralis* Mg ; Bull. Soc. Ent. Fr. [35, 120, 127, 153, 167, 170, 172, 174].

1904 *Prenant, A.*, *Bouin, P.*, et *Maillard, L.* : Traité d'histologie. T. I : Cytologie générale et spéciale; Paris [149].

1738 *Réaumur* : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, t. IV; Paris [29, 62, 63, 67, 71].

1906 *Roubaud, E.* : Biologie larvaire et métamorphoses de *Siphona cristata* Fabr. Adaptation d'une Tachinaire à un hôte aquatique diptère : un nouveau cas d'ectoparasitisme interne; C. R. Acad Sc. Paris, t. 142 [153, 157].

1908 » : Sur la reproduction et les variations du développement dans la *Glossina palpalis* Desv.; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 146 [174, 176].

1909a » : Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis* R. Desv.; C. R. Acad. Sc., Paris, t. 148 [84].

1909b » : La *Glossina palpalis*, sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiases; Thèse de Paris [84, 155].

1889 *Saint-Rémy, G.* : Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates; Thèse de Paris [129].

1886 *Sasaki, C.* : On the life-history of *Ugimyia sericaria* Rondani; Journ. Sc. Coll. of the Imp. Univ. of Japan [30, 47, 49. 51, 52, 54, 123, 152, 168].

1902 *Schneider, K. C.* : Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere; Jena [129].

1867 *Schulze, Fr. E.* : Epithel- u. Drüsenzellen; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3 [134].

1838 *Siebold, Th. (von)* : Ueber die viviparen Musciden; Froriep's neue Notizen, Bd. 3 [29, 35, 62, 63, 71].

1906 *Streiff, R. N.* : Ueber das « unpaare Organ » der Dipterenfamilie der Conopidæ; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 [96].

1905 *Stuhlmann, F.* : Vorläufige Mittheilung über Anatomie u Physiologie der Tsetse-Fliege; Pflanzer Tanga, 1905 [84]

1906 *Tavares, J. (da Silva)* : Notas orthopterologicas I. A familia das Phasmidæ em Portugal; Broteria, vol. V [174, 176].

1908 *Townsend, H. T.* : A record of results from rearings and dissections of Tachinidæ; U. S. Department of Agric., Bureau of Entomol., Miscellaneous Papers, Washington [30, 35, 52, 53, 55, 57, 59, 65, 66, 72, 89, 93, 99, 154, 170].

1903 *Vaney, C.*, et *Conte, A.* : Sur un Diptère (*Degeeria funebris* Mg.) parasite de l'Altise de la vigne ; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 136 [175].

1905 *Verson, E.* : Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei *Bombyx mori*; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 82 [134].

1906 *Wesché, W.* : The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth ; Trans. Linn. Soc. London, II. ser., Zool , vol. 9, part 10 [93].

EXPLICATION DES PLANCHES (*).

PLANCHE I.

FIG. **1-8**. *L'œuf court, macrotype, destiné à être collé sur le corps de l'hôte (Groupe I). — Combinaison optique : pour les* FIG. **1-6**, *A* × 2 *(gross. :* 56); *pour* **7** *et* **8**, *A* × 4 (*gross.* : 97).

FIG. **1**. *Winthemyia 4-pustulata* F., œuf aplati et éclaté sous la pression du couvre-objet, montrant un embryon très avancé; face dorsale. — *cr*, cryptes respiratoires; — *m*, micropyle [41, 43, 50, 192].

FIG. **2**. *Tricholyga major* B.B., coquille vide et ouverte suivant la suture de déhiscence, légèrement éclatée sur le bord de droite; vue dorsale. — *cr*, cryptes respiratoires; — *vi*, valve inférieure; — *vs*, valve supérieure [41, 43, 50, 191, 192].

FIG. **3**. *Id.*, coquille vue par dessous, après l'éclosion; déhiscence normale. — *m*, micropyle porté par la valve inférieure *vi* ; — *vs*, valve supérieure [41, 44, 50, 192].

FIG. **4**. *Thrixion Halidayanum* ROND., œuf vu par le côté dorsal. — *pr*, plages respiratoires portant des cryptes rudimentaires; au-dessus du micropyle, au pôle antérieur, un *conducteur micropylaire* ayant la forme d'un bouton muqueux [41, 43, 50, 192].

FIG. **5**. *Meigenia floralis* MEIG., œuf vu dorsalement, un peu de profil, contenant un embryon avancé; on remarque en arrière une plage assez étendue occupée par de nombreuses cryptes respiratoires [41, 43, 50, 51, 192].

FIG. **6**. *Winthemyia 4-pustulata* F., partie antérieure de la coquille vue par dessous, après l'éclosion, pour montrer la fente de déhiscence vraie transversale, *ab*, et la déchirure longitudinale, *cd*, due à l'action directe de l'armure buccale de la larve, qui complète l'apparence d'un éclatement en **T**; micropyle visible sur la valve supérieure [41, 44, 50, 192].

FIG. **7**. *Meigenia floralis* MEIG., coupe sagittale d'un œuf indéhiscent collé sur la peau d'un *Crioceris asparagi*, et de la larve, celle-ci saisie par le fixateur dans l'acte de la pénétration. — *cr*, cuticule tégumentaire du *Crioceris*; — *c*, coquille; la coupe passe en arrière par 5 cryptes respiratoires; — *l*, partie antérieure du corps de la larve, incomplètement dessinée (les organes internes en sont difficiles à identifier, vu leur état de compression); — *le*, liquide ecdysique repoussant la membrane vitelline *mv* ; sa présence montre que l'exuviation de cette membrane a bien la valeur

(*) Sont indiquées entre crochets les pages du texte où l'on se réfère aux figures.

d'une mue contemporaine de l'éclosion; — *sb*, substance brunissante développée sur les parois du puits de pénétration et débordant en dehors [substance analogue à la chitine, due à une hyperactivité momentanée des cellules chitinogènes du coléoptère qui serait provoquée par la lésion (?)] [44, 45, 46, 191, 192].

FIG. **8**. *Gymnosoma rotundatum* L., coupe longitudinale d'une coquille indéhiscente collée sur le tégument d'un *Piezodorus lituratus* PANZ. adulte, après la pénétration de la larve; la coupe est parallèle au plan sagittal, sans passer par le micropyle, ni par la crypte respiratoire médiane qui lui est contiguë, dans cette espèce; — *P*, tégument de l'hémiptère représenté par la cuticule seule, qui est épaisse et ornée d'excavations à parois sombres; — *c*, coquille; la dépression de la paroi dorsale, presque toujours assez marquée après l'éclosion, a été exagérée par l'action des réactifs; — *sa*, substance adhésive; — *t*, trou d'entrée; on a négligé le caillot d'hémolymphe qui le remplissait, aussi bien qu'une grande partie de la cavité de l'œuf [44, 45, 97, 191].

FIG. **9-16**. *L'œuf court, microtype, destiné à être avalé par l'hôte (Groupe II).* — *A* × 2 *(gross. : 56).*

FIG. **9**. *Ceromasia rufipes* B. B., contour de l'œuf ovarien prêt à descendre, vu par dessous; un conducteur micropylaire, *cm* [50, 192].

FIG. **10**. *Sturmia pupiphaga* RND., contour de l'œuf ovarien prêt à descendre, vu par dessus [50, 192].

FIG. **11**. *Myxexorista libatrix* B. B. — *a*, contour de l'œuf vu par dessus; — *cm*, conducteur micropylaire; — *sa*, substance adhésive [50, 51, 192].

FIG. **12**. *Frontina laeta* MEIG., contour de l'œuf vu par la face ventrale; le micropyle surmonté d'un conducteur [50, 192].

FIG. **13-16**. *Gonia atra* MEIG., *œuf extrait de l'utérus incubateur.*

FIG. **13**. Contour en vue dorsale un peu oblique; conducteur micropylaire et substance adhésive, *sa*, visibles [50, 51, 192].

FIG. **14**. Vue de profil d'après un œuf n'ayant pas absorbé, ou n'ayant absorbé que peu d'eau (état normal); on a ombré la partie de la coquille qui est noire et inextensible. — *cm*, conducteur micropylaire; — *d*, paroi dorsale; — *v*, région médiane extensible de la paroi ventrale [50, 53, 192].

FIG. **15**. Vue de profil, d'après un œuf modérément gonflé par absorption d'eau; la région ombrée n'a pas changé de forme; la partie extensible de la paroi ventrale fait hernie et laisse voir l'ovoplasme, qui est plasmolysé à l'intérieur de la membrane vitelline et tend à sortir; la région micropylaire, surélevée en cône, est visible entre le contour de la membrane vitelline et la partie noire de la coquille [50, 53, 192].

FIG. **16**. Vue de profil, d'après un œuf encore plus gonflé, reproduisant, suivant toute vraisemblance, les phénomènes qui doivent se passer dans l'intestin de

l'hôte, sur l'œuf à terme, et préparent l'éclosion. — *d*, paroi dorsale indéformable; — *cm*, conducteur micropylaire et rosette ouvragée entourant le micropyle; — *mv*, membrane vitelline turgide, conservant sa forme ovale grâce à une absorption d'eau qui plasmolyse l'ovoplasme, *o*; — *v*, région mince de la paroi ventrale fortement distendue [50, 53, 192].

FIG. **17-22**. *L'œuf allongé, chez les espèces larvipares ou ovilarvipares disséminant leurs larves au voisinage de l'hôte (Groupes IV et V). — A* × 2 (*gross.* : 56).

FIG. **17**. *Micropalpus comptus* FALL., œuf extrait de l'utérus incubateur. — *A*, œuf venant d'être fécondé extrait de la région supérieure de l'utérus, vu de profil, la face dorsale concave à gauche (les lettres *d* et *v* ont été interverties sur le dessin); — *m*, région micropylaire. — *B*, œuf plus âgé extrait de la région moyenne, montrant par transparence l'armure buccale de la larve et superficiellement l'appareil pneumatique, celui-ci sous forme d'un aréolage pointillé répandu sur toute la coquille. Le rapprochement de *A* et *B* oblige à admettre que l'œuf s'accroît très sensiblement durant le développement embryonnaire et que la coquille se distend [64, 65, 84, 191].

FIG. **18**. *Pelleteria prompta* MEIG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, région moyenne, même orientation que dans la figure précédente. L'aréolage pneumâtique n'a pas été dessiné, mais on a circonscrit en traits pointillés deux plages où il fait défaut [64, 191].

FIG. **19**. *Echinomyia fera* L., profil de l'œuf dans les mêmes conditions; appareil pneumatique sous forme de polygonage interrompu à la partie antérieure de la face dorsale, et à la partie moyenne de la face ventrale, devenant continu au bout postérieur [64, 65, 191].

FIG. **20**. *Id.*, profil de l'œuf avant l'apparition de l'appareil pneumatique [64, 191].

FIG. **21**. *Bigonichœta setipennis* FALL., œuf extrait de la région moyenne de l'utérus incubateur, après l'apparition de l'appareil aérifère; celui-ci s'étend à peu près uniformément sur toute la surface, en réservant le bout antérieur; — *m*, région micropylaire [76, 191].

FIG. **22**. *Glaucophana Amasiæ* B. B., profil de l'œuf au moment de l'éclosion; l'appareil pneumatique, pareil à celui de *Bigonichæta*, a été négligé [76, 191].

FIG. **23-30**. *Accidents de la cuticule chez les larves primaires des groupes IV et V, en relation avec la prise de possession de l'hôte. — Apochr.* 2, 1,30 × 4 (*gross.* : 500).

FIG. **23**. *Micropalpus comptus* FALL., groupe d'accidents emprunté à la face dorsale du segment IV; squamelles légèrement imbriquées, ayant leur bord postérieur denticulé dans la zone antérieure, simple, mais plus sombre que le fond dans les séries qui viennent après; dans la partie gauche de la figure, deux boutons sensi-

tifs en forme de ponctuation aréolée, déterminant une excavation dans les squamelles qui les précèdent. — *a*, côté antérieur; — *p*, côté postérieur (cette orientation est conservée dans les figures suivantes) [70].

FIG. **24**. *Pelleteria prompta* MEIG., groupe de plaques squamiformes de la face dorsale du segment IV; deux boutons sensitifs dans les intervalles laissés libres [70].

FIG. **25**. *Fausta radicum* B. B., groupe emprunté à la zone postérieure de l'un des derniers segments abdominaux, face dorsale; tout en arrière se trouvent des spinules dirigées en avant, puis viennent des plaques sombres, offrant souvent une bande longitudinale plus obscure; trois organes sensitifs interposés [70].

FIG. **25**bis. *Id.*, groupe pris sur la face dorsale de l'un des premiers segments abdominaux; plaques empiétant les unes sur les autres, ce qui suppose une forme en champignon; un bouton sensitif dans un espace réservé [70].

FIG. **26**. *Bigonichæta setipennis* FALL., groupe emprunté à la face dorsale du Ve segment; spinules et bandes longitudinales étroites [77].

FIG. **27**. *Echinomyia fera* L., groupe pris sur la face dorsale; nodules punctiformes ou légèrement allongés, réunis en plaques irrégulièrement arrondies; au côté droit de la figure une bande de points, avoisinant le pli intersegmentaire; un bouton sensitif dans un des espaces libres [71].

FIG. **28**. *Glaucophana Amasiæ* B. B., groupe pris de la face dorsale; accidents assez semblables à ceux de *Bigonichæta*, mais dirigés transversalement [77].

FIG. **29**. *Fausta nemorum* MEIG., groupe emprunté à l'un des segments abdominaux, face dorsale; plaques sombres formant un carrelage irrégulier; deux boutons sensitifs visibles [70].

FIG. **30**. *Micropalpus pudicus* RND., groupe emprunté à la zone postérieure du segment IV (plaques courtes, avec un point plus sombre au milieu), et à la zone antérieure du segment V (plaques allongées, disposées en séries longitudinales, montrant souvent une série médiane de points plus sombres); un bouton sensitif visible dans la partie gauche [70].

FIG. **31**. *Echinomyia fera* L., trois cellules folliculaires d'un ovariole où les ovocytes ont dégénéré à la suite du séjour anormal des œufs descendus dans l'utérus postérieur; les cellules contiennent des boules volumineuses se colorant identiquement comme le vitellus en dégénérescence (masses probablement phagocytées) et montrent elles-mêmes des indices de régression, entre autres une division directe du noyau. — *e*, côté extérieur de la chambre folliculaire; — *vph*, masse vitelline phagocytée(?) [72].

FIG. **32-38**. *L'œuf allongé, chez les espèces ovilarvipares ou larvipares déposant sur le corps de l'hôte des œufs près d'éclore ou des larves (Groupe VI). — A × 2 (gross. : 56).*

FIG. **32**. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur — *cm*, conducteur micropylaire [81, 191].

FIG. 33. *Id.*, œuf vu par dessus, après l'apparition de l'appareil pneumatique et des principaux détails chitineux de la larve; l'appareil pneumatique a la forme d'un manchon incomplet, laissant libres les deux extrémités et une large bande dorsale médiane [81, 82, 191].

FIG. 34. *Hyria tibialis* FALL., œuf ovarien prêt à descendre [81, 191].

FIG. 35. *Blepharidea vulgaris* FALL., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, l'armure buccale de la larve déjà visible sous la forme d'un Λ; conducteur micropylaire visible — *d*, côté dorsal; — *pr*, plage respiratoire; — *v*, côté ventral [81, 191].

FIG. 36. *Thelaira nigripes* F., œuf extrait de l'utérus incubateur montrant l'appareil pneumatique sous la forme d'un aréolage limité à la région moyenne, l'armure buccale de la larve et une rosette micropylaire; côté ventral convexe [81, 82, 191].

FIG. 37. *Uclesia fumipennis* GIRSCHNER, œuf extrait de l'utérus incubateur avant le développement de l'embryon; le bout micropylaire est le plus large; pas de conducteur visible [81, 191].

FIG. 38. *Paraplagia trepida* MEIG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur; le bout micropylaire effilé; un conducteur micropylaire, sur lequel sont fixées des spermies [81, 191].

FIG. 39. *Eriothrix rufomaculatus* DEG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur après l'apparition de l'appareil pneumatique; celui-ci en forme de manchon continu plus rapproché de l'extrémité antérieure que de l'extrémité postérieure. — *d*, côté dorsal; — *m*, micropyle. — Même gross. [191 (*)].

PLANCHE II.

FIG 40, 41. *Paroi de l'utérus incubateur chez les espèces ovilarvipares ou larvipares, avant la gestation (cellules épithéliales hautes, muscles épais) et durant la gestation (la paroi préparée à plat et examinée de l'intérieur ne montre que des cellules basses, rappelant un endothélium, et des muscles affaissés par distension).*

FIG. 40. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., partie d'une coupe transversale de l'utérus incubateur avant la descente des œufs. — *c*, coagulum (produit de sécrétion des glandes accessoires (?)); — *cd*, couche cuticulaire, région denticulée; — *cl*, la même, région lisse (en arrière les denticules se généralisent); — *mc*, muscles circulaires. — BOUIN, HEIDENHAIN. — D × 2 (gross. : 220) [85, 86].

FIG. 41. *Pelleteria prompta* MEIG., fragment de la paroi de l'utérus gravide préparé *in toto* et observé par la face interne; épithélium assez réduit en épaisseur et assez transparent pour qu'aux grossissements moyens une même mise au point en montre les noyaux, disséminés très irrégulièrement, et la musculature, celle-ci formée d'éléments transversaux aplatis par distension et largement anastomosés. — *mm*, maille

(*) Devrait être citée p. 77 à propos de l'appareil pneumatique en manchon.

musculaire ; — *ne*, un noyau épithélial (de forme plus arrondie que les noyaux musculaires) se projetant sur une maille musculaire; — *ne'*, un noyau de même nature se projetant sur une fibre; — *nm*, un noyau musculaire (de forme allongée). — $HgCl^2$, picrocarmin. — B × 4 (gross. : 140) [85].

FIG. 42, 43. *L'œuf allongé, chez les espèces ovilarvipares ou larvipares introduisant dans le corps de l'hôte un œuf près d'éclore ou une larve. — A × 2 (gross. : 56).*

FIG. 42. *Compsilura concinnata* MEIG., œuf extrait de l'utérus incubateur, avant le développement de la larve; micropyle en rosace au gros bout [88].

FIG. 43. *Vibrissina demissa* RND., contour de l'œuf dans les mêmes conditions; micropyle en rosace [88].

FIG. 44-47. *L'appareil d'introduction passive du parasite dans le groupe VII.*

FIG. 44. *Compsilura concinnata* MEIG., les parties de l'acroabdomen un peu projetées en dehors et écartées, vues latéralement. — *i*, inoculateur (extrémité de l'ovipositeur prolongée en aiguille de chitine creuse); — *l*, l'un des lobes latéraux qui protègent au repos les valvules anales et l'ovipositeur; — *p*, perforateur; — *va*, valvules anales; — *v*, pièce cornée dépendant du Ve ventrite, servant à renforcer le perforateur. — a_2 × 2 (gross. : 15) [90, 192].

FIG. 45. *Id.*, coupe transversale orientée suivant *AB* (fig. précédente). — *p*, perforateur creusé dorsalement en gouttière, à cuticule cornée, laissant reconnaître intérieurement la coupe d'une forte musculature; — *v*, vagin. — A × 2 (gross. : 56) [90, 192].

FIG. 46. *Id.*, coupe transversale suivant *A'B'* (FIG. 44), n'intéressant que le perforateur, *p*, et l'inoculateur, *i*. — Même gross. [90, 192].

FIG. 47. *Id.*, coupe axiale de l'ovipositeur et de son prolongement chitineux. — — *ct*, cuticule tégumentaire ; — *cv*, cuticule vaginale, constituée par le feuillet réfléchi de la cuticule tégumentaire; — *et*, épithélium tégumentaire; — *ev*, épithélium vaginal, formé par une invagination de l'épithélium tégumentaire; le niveau d'invagination est un peu différent pour le côté dorsal et le côté ventral; la cuticule se prolonge au-delà des lèvres de l'invagination pour constituer l'inoculateur; l'orifice de celui-ci est inférieur, plutôt que terminal. — C × 2 (gross. : 125) [91, 192].

FIG. 48-50. *Données anatomiques et histologiques sur l'utérus postérieur et ses annexes, d'après* Compsilura concinnata MEIG.

FIG. 48. Coupe presque sagittale de la région d'imprégnation, chez une nymphe sur le point d'éclore. — *ci*, chambre d'imprégnation (partie de l'utérus postérieur située sous le débouché des conduits spermathécaux) ; — *e*, récessus en éperon, qui prolonge l'utérus postérieur en avant du débouché de l'utérus antérieur ; — *ga*, conduit excréteur de l'une des glandes accessoires ; — *sp*, deux conduits de spermathèques confluant ensemble avant de s'ouvrir dans la chambre d'imprégna-

tion; — *ua*, utérus antérieur, à parois épaisses et musculeuses à ce niveau; — *up*, utérus postérieur, à parois épaisses et musculeuses, surtout dorsalement; la cuticule est remarquable, en avant et en arrière de la chambre d'imprégnation, par un déchiquetage en lanières filamenteuses imitant une forte bordure en brosse; toutes les parties situées au-dessus et à côté de la chambre d'imprégnation sont tapissées d'un épithélium très spécial. — Fixation et coupe de l'abdomen entier, assurant le maintien en place des parties. — A × 4 (gross. 91) [37, 38].

FIG. **49**. Partie d'une coupe perpendiculaire dans la paroi d'une glande accessoire. — *ce*, canal excréteur d'une cellule glandulaire; — *nch*, noyaux des cellules épithéliales ordinaires ou chitinogènes, siégeant contre la mince cuticule qui tapisse l'intérieur de la glande (les contours propres des cellules sont indistincts et les noyaux paraissent plongés dans le protoplasme des grandes cellules glandulaires); — *ng*, noyau d'une cellule glandulaire, rejeté à la périphérie; — *vc*, vésicule collectrice de la cellule glandulaire. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [39].

FIG **50**. Partie d'une coupe perpendiculaire dans la paroi d'une spermathèque. — *c*, couche cuticulaire interne, épaisse et d'aspect corné; — *ech*, épithélium chitinogène, formé de cellules relativement petites; — *g*, grandes cellules glandulaires interposées aux cellules précédentes, munies d'une vésicule collectrice à zone périphérique structurée, et d'un canal excréteur non visible sur la coupe, aboutissant à des pores d'excrétion, *p*. — Même gross. [39]

FIG. **51**. *Xysta cilipes* Meig., un type d'œuf allongé, atténué au pôle postérieur, destiné à être introduit de vive force dans le corps de l'hôte (Groupe IX). — A × 2 (gross. : 56) [95].

FIG. **52**. *Carcelia Cheloniæ* Rnd., type d'œuf allongé, pédicellé, destiné à être collé par le bouton terminal du pédoncule sur le corps de l'hôte (Groupe X). — Même gross. [100].

Fig. **53-57**, **89**. *Dégâts et réaction défensive dans le cas du parasitisme intranerveux, ou intraganglionnaire.*

FIG **53**. L'un des nerfs métamériques d'une chenille de Noctuide hébergeant deux larves I de *Gonia atra*; la substance nerveuse a été détruite sur presque toute l'épaisseur du cordon nerveux, dont la structure néanmoins paraît conservée, en dehors des kystes — *n*, névrilème; — *t*, trachée satellite du nerf. — A × 2 (gross. : 56) [55, 113, 133].

FIG. **54**. Fragment de coupe dans le cerveau d'une chenille (*Chondrostega Vandalicia* Mill.) hébergeant trois larves I de *Tach. V.*, à peu de distance des kystes; les grandes cellules nerveuses paraissent normales et semblent réagir à l'excitation parasitaire par une poussée cinétique (une figure de division à côté d'un groupe de cellules jeunes); une immense cellule de soutien, dont les diverses parties sont reconnaissables à des granules de pigment, est normale dans sa structure, mais peut

bien être hypertrophiée. — *cs*, prolongements intercellulaires de la cellule de soutien. — Flemming, Heidenhain. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [132, 191].

FIG. 55. Groupe de cellules d'une coupe voisine ; deux cinèses régulières, *a* et *b*, dans un foyer de cellules jeunes. — Même gross. [132].

FIG. 56. Groupe de cellules du même cerveau, loin des kystes parasitiques ; une cellule de soutien en régression manifeste au milieu de cellules nerveuses normales (celles-ci seulement esquissées). — Même gross. [132].

FIG. 57. Même cerveau, portion de la paroi du kyste occupé par l'un des parasites. — *cg*, cellules ganglionnaires, d'allure normale même au voisinage immédiat du parasite ; — *cs*, une des grandes cellules de soutien directement intéressée et en régression ; — *csn*, cellules de la couche conjonctivoïde sous-névrilématique particulièrement affectées, sans limites distinctes, vacuolisées, à noyaux altérés et fortement hypertrophiés, au voisinage du kyste ; — *n*, névrilème ; — *ns*, noyau de la cellule de soutien, altéré et diffluent d'un côté ; — *p*, contour du parasite. — Même gross. [132, 191].

Fig. 58-61. *Dégâts et réaction défensive dans le parasitisme intra-intestinal.*

FIG. 58. Portion de la paroi intestinale d'une chenille d'*Acronycta aceris* parasitée par *Compsilura*, région assez éloignée du foyer de dévastation ; les cellules épithéliales anciennes sans limites distinctes et en train de perdre leur bordure ciliée ; des cellules de remplacement, *cr*, déjà disposées çà et là en séries et montant à travers le cytoplasme des cellules vieillies. — Flemming, Heidenhain. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [135].

FIG 59. Même intestin, région à cellules hautes, à bordure mieux conservée, disloquée et peut-être emportée çà et là par de grosses boules de liquide clair probablement sécrétées par les cellules caliciformes ; une seule de ces cellules, à thèque vaguement radiée dans sa zone périphérique, est visible à gauche de la figure ; l'état pathologique se manifeste surtout par une teinte particulièrement sombre (première et cinquième cellules) et par la présence dans le cytoplasme de condensations diverses, avec ou sans vacuoles (les quatre cellules de droite) ; au milieu de la figure un groupe de cellules de remplacement monte à travers le corps cytoplasmique d'une cellule cylindrique ; à droite de celle-ci une cellule de même espèce en apparence binucléée, le noyau inférieur n'étant probablement qu'un noyau de cellule de remplacement dont le corps est indistinct. — Même technique et même grossissement. (Les corpuscules basaux, de forme allongée et irrégulière, qui sont très remarquables sur la préparation, ont été assez mal rendus dans la gravure.) [135]

FIG. 60. Même préparation que fig. 58, région plus proche du foyer de dévastation ; la bordure ciliée n'existe plus ; la réaction de défense par rénovation épithéliale persiste, mais demeure inefficace, les cellules de remplacement étant saisies par la régression avant d'avoir atteint leur forme définitive, et leur noyau, emprisonné quelque temps dans la masse cytoplasmique indivise résultant de fusions

dégénératives, finissant par être expulsé dans la lumière intestinale avec les noyaux anciens eux-mêmes. — *cc*, cellule caliciforme; — *cr*, cellules de remplacement encore saines ; — *cr'*, cellule de remplacement malade ; — *nc*, noyau en croissant de la cellule caliciforme ; — *ne*, noyaux en régression devenus périphériques et diffluents intérieurement (voir dans le texte, p. 136, note 1, les réserves à faire au sujet de cette interprétation); — *th*, thèque de la cellule caliciforme. — Même gross. [134, 135, 136].

FIG. 61. Même préparation et même région; groupe de noyaux devenus libres, flottant dans le magma résultant finalement de l'ensemble des dégénérescences; l'un d'eux a déjà perdu sa membrane [136].

FIG. 62, 63. *Dégâts et réaction dans le parasitisme intratesticulaire.*

FIG. 62. Deux cellules folliculaires ou de cyste empruntées à une coupe de testicule de chenille (*Vanessa urticæ*) hébergeant une larve I de *Sturmia pupiphaga* ; cellules vacuolisées et très tuméfiées, les membranes mêmes ayant pris une épaisseur anormale; noyaux très grands, irréguliers, chassés contre la membrane; structures devenues granuleuses, les nucléoles sous la forme de grandes plages circulaires, repoussant autour d'eux les restes du réseau chromatique. — Sublimé acide de GILSON. – Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [138].

PLANCHE III.

FIG. 63. Même préparation, fragment de coupe montrant la place occupée par le parasite et ce qui reste de l'organe ravagé; un îlot de cellules sexuelles maintenant encore leur intégrité au voisinage immédiat du kyste, ce qui montre que les destructions sont surtout indirectes; le reste ne contient que quelques cellules tuméfiées et des noyaux libres flottant dans un magma granuleux. — *cc?*, probablement une cellule de cyste particulièrement résistante à noyau périphérique, accolée à un gros noyau quadrangulaire étranger; — *ct*, deux cystes spermatocytiques à deux stades différents, très décimés par des dégénérescences qui n'ont pas laissé de traces, mais à cellules relativement conservées; — *nl*, noyaux devenus libres, tuméfiés; — *sl*, substance liquide résultant de l'ensemble des dégénérescences; — *St*, contour de la larve de *Sturmia*; — *te*, enveloppe testiculaire. — A × 4 (gross. : 97) [137].

FIG. 64, 86, 87. *Dégâts et réaction dans le parasitisme intramusculaire.*

FIG. 64. Fragment d'une fibre musculaire d'une chenille de *Vanessa* hébergeant une larve I de *Sturmia*, en voie d'histolyse (le kyste du parasite non représenté, correspondant à la partie droite de la figure). — *n*, noyaux jeunes, encore normaux; — n_1, noyaux en réaction, hypertrophiés, se multipliant par voie directe; — n_2, noyaux encore plus tuméfiés, au moment où la substance contractile se résout autour d'eux;

— *nl*, noyaux libres dans le magma de dégénérescence, à divers degrés de désintégration ; — *sc*, restes de substance contractile, d'apparence simplement fibrillaire ; — *sl*, substance semi-liquide provenant de l'ensemble des dégénérescences, vacuolisée et tenant en suspension un semis assez régulier de grumeaux ; — *tr*, trachées. — Sublimé acide de GILSON, HEIDENHAIN. B × 4 (gross. : 140) [139].

FIG **65-78, 83, 85**. *Données sur les gaînes de fixation.*

FIG. **65**. Partie proximale d'une gaîne cutanée primaire, développée chez la chenille de *Cucullia Verbasci*, autour d'une larve âgée de *Winthemyia* 4-*pustulata*, d'après une coupe transversale de la chenille intéressant l'œuf de la mouche et la gaîne longitudinalement. — *c*, coque vide, demeurée collée près du trou de pénétration ; — *ca*, corps adipeux normal ; — *cc*, couche cellulaire irrégulière, sous-jacente à la couche chitineuse de la gaîne, en continuité avec l'épithélium normal ; — *cn*, cuticule tégumentaire normale ; — *cr*, crypte respiratoire ; — *en*, épithélium tégumentaire normal ; — *ia*, îlots adipeux enrobés dans la couche sous-chitineuse ; — *pd*, région distale de la gaîne, devenant subitement plus large ; — *pg*, couche interne chitineuse de la gaîne, de teinte sombre, d'épaisseur irrégulière et de texture spongieuse aux endroits de plus grande épaisseur, en continuité avec la cuticule tégumentaire ; — *pr*, région proximale, étroite, de la gaîne ; — *tr*, trou d'entrée demeuré ouvert et servant de soupirail. — $HgCl^2$. — Dessin ramené au grossissement de A × 2 (56) [142, 191].

FIG. **66**. Partie de la coupe précédente comprise entre *mn*, *m'n'*, à un plus fort grossissement. — *a*, amibocytes ; — *cn*, cuticule tégumentaire, partie normale ; — *cp*, la même, parties injectées de substance brunissante ; — *em*, épithélium modifié, clivé fortuitement en deux feuillets dont les éléments sont très allongés, le feuillet sous-chitineux offrant en outre des noyaux hyperchromatiques ; — *en*, épithélium tégumentaire normal ; — *pg*, couche chitineuse de la gaîne, formée de chitine normale et de chitine pathologique brune ; — *tc*, restes des strates cuticulaires anciennes non réfléchies formant les bords déchiquetés du soupirail. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [142].

FIG. **67**. Fragment de la même coupe montrant l'aspect des cellules de la couche sous-chitineuse et des cellules adipeuses qui s'y trouvent englobées. — *ca*, membrane de cellule adipeuse ; — *cc*, cellules de la couche sous-chitineuse, polyédriques dans la région dessinée (souvent fusiformes et enchevêtrées en amas conjonctivoïde) ; — *cpr*, corpuscules protéiques abondants dans les cellules adipeuses (quelques-uns sont granuleux) ; — *va*, vésicule adipeuse, laissée vide par la disparition de la graisse dans les traitements. — Même gross. [143].

FIG. **68**. Partie d'une gaîne cutanée primaire développée chez une larve de Tenthrédinée (*Nematus Ribesii* SCOP.) autour d'une larve de *Ptychomyia selecta* MEIG. déjà parvenue au stade III ; paroi de la gaîne coupée perpendiculairement. — *es*, épithélium chitinogène simple, en continuité avec l'épithélium tégumentaire et constituant ici toute la couche sous-chitineuse de la gaîne, relativement bien conservé à ce

niveau ; — *ca*, strates cuticulaires anciennes, irrégulièrement injectées de substance brune et offrant des lignes de craquelure qui ne paraissent pas être toutes accidentelles (on n'a pas conservé sur le dessin toute l'épaisseur de cette couche chitineuse, d'ailleurs très irrégulière ; les lettres *cr* employées pour indiquer les craquelures doivent être remplacées par *lcr*) ; — *cr*, strates cuticulaires récentes, incolores, mais comme injectées de nodules irréguliers brunâtres. — BOUIN, HEIDENHAIN. — Même gross. [143, 158].

FIG. **69**. Même préparation, partie d'une gaîne prise plus loin du soupirail. — *ca*, strates cuticulaires anciennes, craquelées et bariolées de parties claires ; — *cr*, strates récentes; — *esd*, épithélium simple formant la couche cellulaire de la gaîne, en dégénérescence à ce niveau, très vacuoleux ; — *nd*, les noyaux condensés en amas très colorables, émettant des prolongements irréguliers. - Même gross. [143, 158].

PLANCHE IV.

FIG. **70**. Partie d'une gaîne cutanée primaire développée chez une chenille de Noctuide, autour d'une larve I d'*Echinomyia fera*, coupée perpendiculairement. — *c*, strates cuticulaires incolores; — *en*, épithélium à peu près normal, constituant comme dans le cas des FIG. **68**, **69**, toute la couche sous-chitineuse de la gaîne ; — *i*, côté correspondant à la cavité générale de l'hôte ; — *ph*, phagocytes immigrés de la cavité générale à travers la couche épithéliale et amoncelés entre le parasite et la gaîne proprement dite; — *p*, côté correspondant au parasite. — BOUIN, HEIDENHAIN. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [144, 148].

FIG. **71**. Coupe d'une gaîne secondaire cutanée complète, développée chez la chenille de *Spintherops Spectrum* et de la larve incluse (*Cyrtophlebia ruricola*). — *c*. cuticule tégumentaire de la chenille ; — *ca*, cellules adipeuses ; — *cc*, chambre cardiaque ; — *cp*, cellules péricardiales; — *e*, épithélium tégumentaire ; — *g*, gaîne, encore très mince ; — *m*, muscles ; — *mv*, moelle ventrale de la larve, servant, avec le gros stigmate visible à l'extrémité postérieure, à renseigner sur son orientation ; — *s''*, soupirail secondaire. — $HgCl^2$, HEIDENHAIN. — Dessin exécuté à un moyen grossissement et ramené à celui de $a_2 \times 4$ (28) [144, 145, 192].

FIG. **72**. La région de la gaîne marquée β sur la figure précédente, à un plus fort grossissement. — *ca*, strates cuticulaires plus anciennes et plus denses ; — *cr*, strates plus récentes ; — *em*, épithélium modifié passant à la couche sous-chitineuse de la gaîne ; — *en*. épithélium tégumentaire normal, en continuité avec le précédent. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [145].

FIG. **73**. Région α de la FIG. **71** (pour conserver l'orientation le dessin actuel doit être retourné, de telle sorte que le côté *de* se trouve en bas). — *c*, lame cuticulaire amincie, irrégulièrement lamellaire, formant la lèvre du soupirail ; — *de*, restes de la dépouille ecdysiale de la larve I, formant dans cette région la doublure interne de la gaîne, reconnaissable aux denticules qui ont servi au percement du soupirail. — Même gross. [144, 156].

FIG. **74**. Région γ. — *a*, groupe d'amibocytes en train de se fixer sur la gaîne. — *ca*, *cr*, même signification que dans la FIG. **72** ; les cellules aplaties apposées à *cr* peuvent être interprétées comme des amibocytes (inflammation proprement dite), ou comme des cellules épithéliales modifiées (pullulation néoplasique). — Même gross. [145].

FIG **75**. Partie proximale d'une gaîne cutanée secondaire, formée chez une larve de coléoptère (*Crioceris Asparagi* L.) autour d'une larve de *Meigenia floralis* MEIG. — *ap*, corps adipeux périphérique; — *apr*, corps adipeux profond; — *cn*, cuticule tégumentaire normale; — de_1, dépouille ecdysiale de la larve I, enclavée dans l'épaisseur de la gaîne entre deux coulées de substance chitineuse; — de_2, dépouille de la larve II portant par places des denticules, abandonnée dans la lumière de la gaîne; — *en*, épithélium tégumentaire normal; — *M*, tubes de Malpighi libres ou enclavés dans l'épaisseur de la gaîne; — *m*, muscles coupés obliquement; — *pg*, paroi de la gaîne; — pg_1, gaîne d'un second parasite intéressée dans sa région distale; — *s*, stigmate du coléoptère; — *s''*, soupirail II^re^. — A $\times$ 4 (gross. : 97) [145, 156, 192].

FIG. **76**. Coupe longitudinale, après extraction du parasite, d'une gaîne cutanée secondaire formée chez un insecte adulte (*Forficula auricularia* L.), autour d'une larve de *Ceromasia rufipes* B.B. — *cc*, couche cellulaire, mince et irrégulière; — *m* (?), restes englobés, probablement musculaires; — *pg*, paroi chitineuse lamellaire, épaisse proportionnellement à la couche cellulaire. — Dessin exécuté à un grossissement moyen et réduit au gr. $a_2 \times 4$ (28) [147].

FIG. **77** et **78**. Deux régions de la même coupe, correspondant à peu près au premier et au troisième tiers à partir de la base, plus grossies. — Même légende; la couche cellulaire est d'aspect conjonctivoïde, les noyaux s'allongent comme s'ils obéissaient à un entraînement mécanique suivant la longueur de la gaîne. — Apochr. 2, 1,30 $\times$ 4 (gross. : 500) [147].

FIG. **79**. Groupe d'amibocytes d'une larve d'hyménoptère (*Nematus Ribesii*), dans un cas d'infection microbienne consécutive à l'entrée d'une larve de Tachinaire (*Ptychomyia selecta*). De grandes cellules à noyau peu distinct, à corps cytoplasmique régulier et clair, ont phagocyté le plus activement; d'autres plus petites, à noyau très distinct et à élément chromatique nucléoliforme, à corps cytoplasmique obscur et généralement irrégulier, paraissent moins actives. — Apochr. 2, 1,30 $\times$ 12 (gross. : 1500) [158].

FIG. **80**. Groupe d'amibocytes d'une chenille (*Chondrostega Vandalicia*) appliqués, à la manière des phagocytes encapsulants, sur une dépouille ecdysiale de *Tach. V.* — *de*, replis de la dépouille; — *e*, particule phagocytée? — Apochr. 2, 1,30 $\times$ 4 (gross. : 500) [160].

FIG. **81**. Esquisse d'une larve II^re^ de *Sturmia pupiphaga* vue par sa face ventrale, montrant, au bord postérieur du 1er segment visible, le double crochet buccal, et sur le 3e, le *plastron*. — Dessin à la loupe.

FIG. **82**. Portion d'une coupe longitudinale de la même larve, passant par un des crochets et par le plastron; le ver a été saisi dans l'attitude caractéristique de

la lutte pour l'éviction des concurrents. — *ab*, armure buccale ; — *m*, muscles cutanés longitudinaux intervenant pour produire la voussure du plastron, ou le retrait du tégument sous l'armure buccale ; — *pva*, versant antérieur du plastron, comprenant une couche cornée encastrée entre deux zones cuticulaires incolores ; — *pvp*, versant postérieur, à revêtement corné superficiel, en partie disloqué. — B × 4 (gross. : 140) [150, 166].

PLANCHE V.

FIG. **83**. Coupe longitudinale d'une jeune larve d'*Echinomyia fera*, introduite depuis peu sous la cuticule d'une chenille de *Brotolomia meticulosa;* on reconnaît en arrière le tronçon terminal d'une des trachées maîtresses, permettant de se rendre compte de l'orientation. — g^1, gaîne Ire de fixation, formée ventralement par l'épithélium tégumentaire doublé d'une mince couche cuticulaire, et dorsalement par la cuticule seule ; la gaîne, interrompue en deux points de la coupe par un accident de technique, est en réalité complète ; — s^1, soupirail Ire ; — *z*, bourrelet formé par un plissement de l'épithélium, apparemment susceptible de s'effacer lorsque le parasite s'étend en avant. — A × 2 (gross. : 56) [108, 144, 148, 191].

FIG. **84**. Coupe tangentielle d'une larve de Tachinaire indéterminé, logée dans une glande séricigène de *Chondrostega Vandalicia*. Dans la partie inférieure de la figure, les cellules de la glande forment une assise à limite interne bien arrêtée, quoique les noyaux présentent des indices nombreux de dégénérescence (polymorphisme, hyperchromasie, fragmentation, caryolyse) ; dans la partie supérieure toute la zone interne est détruite et forme un magma histolytique où plonge le parasite. — A × 4 (gross. : 97) [140].

FIG. **85**. Coupe transversale d'une larve Ire d'*Echinomyia fera* installée sous la cuticule tégumentaire d'une chenille (parasitation provoquée) et entourée d'un épais manteau de phagocytes. — *a*, amibocytes immigrés de la cavité générale de la chenille dans l'épaisseur de la couche chitineuse de la gaîne (le feuillet interne de cette couche ainsi délaminée forme l'enveloppe plus dense visible à la limite interne de l'amas phagocytaire, le feuillet externe n'est pas distinct à ce grossissement) ; — *ct*, cuticule ; — *et*, épithélium tégumentaire de la chenille. — A × 2 (gross. : 56) [144, 148].

FIG. **86**. Coupe oblique d'une larve Ire de *Sturmia pupiphaga* (on n'a dessiné complètement que la peau et la région pharyngienne) logée dans une fibre musculaire de *Vanessa* ; la partie droite de la figure reproduit les insertions cuticulaires de trois fibres juxtaposées, dont deux paraissent réunies par un pont anastomotique de cytoplasme non différencié ; la fibre moyenne, brusquement histolysée à partir d'un certain niveau, loge le parasite. — *nl*, noyaux musculaires devenus libres, fortement tuméfiés ; — *pa*, pont anastomotique logeant des noyaux embryonnaires et traversé par des trachées ; — *sl*, substance liquide résultant de l'histolyse, tenant en suspension des grumeaux et condensée par places ; — *tr*, trachée intramusculaire. — B × 4 (gross. : 140) [119, 139].

FIG. **87**. Coupe longitudinale d'une larve Ire de *Cyrtophlebia ruricola* logée dans une fibre musculaire de *Spintherops Spectrum*; la fibre parasitée, un des éléments du faisceau *ml*, conserve ses deux insertions, mais est réduite à l'état d'une poche sarcolemmique, *s*, très distendue, où l'on retrouve une faible quantité de plasma histolytique, *sl*, et quelques noyaux libres. — *et*, l'épithélium tégumentaire. — Dessin exécuté à un grossissement moyen et réduit au gr $a_2 \times 2$ (15) [139].

FIG. **88**. Coupe transversale d'une larve Ire de *Gonia atra* logée dans un lobe adipeux de chenille (Bombycide indéterminé). Logette creusée dans un seul plan de cellules adipeuses proéminant des deux côtés; ce qui reste des éléments anatomiques directement lésés offre une structure encore reconnaissable; à droite et à gauche de l'intumescence les éléments sont normaux. — A $\times$ 4 (gross. : 97) [55, 140].

FIG. **89**. Coupe à peu près horizontale d'un cerveau de chenille (Noctuide indéterminée) hébergeant depuis quatre jours deux larves de *Gonia atra* (parasitation provoquée). Le lobe parasité est sensiblement hypertrophié et les cellules nerveuses y sont plus petites et plus serrées que dans l'autre, caractères embryonnaires pouvant être pris comme indice d'une poussée réactionnelle défensive; les deux kystes, situés en plein parmi les cellules nerveuses périphériques, sont séparés par un foyer de dégénérescence vacuolisé, à noyaux irrégulièrement disséminés et hypertrophiés. — Dessin exécuté à un grossissement suffisant pour montrer les détails et ramené au gr. B $\times$ 4 (140) [133].

FIG. **90**. Quatre larves à terme d'*Uclesia fumipennis* vues *in situ* dans une chenille de *Chondrostega*. Fixation près des stigmates; la 2e larve de la série de droite est partiellement sortie de sa gaîne; près des buissons trachéens situés au-dessous de la 2e larve à gauche et de la 1re à droite, un détail sous forme de cupule aréolée indiquant la place abandonnée par deux autres larves déjà sorties. — Dessin à peine amplifié [120].

FIG. **91**. Coupe longitudinale de l'œuf et de la larve éclosante de *Meigenia floralis*, fixée dans l'acte de son introduction dans la larve de *Crioceris*. La majeure partie du corps, très déformée et soumise à une compression qui ne permet guère d'identifier les organes, est déjà introduite; l'épithélium tégumentaire de l'hôte est déprimé, au niveau du trou d'entrée, la cuticule délaminée en strates irrégulières et injectée, autour du parasite, d'une substance brunissante paraissant due à une hyperactivité des cellules chitinogènes. — *ap*, corps adipeux périphérique du *Crioceris;* — *apr*, corps adipeux profond; — *c*, coquille de l'œuf de *Meigenia*, montrant deux cryptes respiratoires; — *Cr*, cuticule tégumentaire du *Crioceris;* — *le*, liquide exuvial; — *M*, tubes de Malpighi; — *m*, muscles: — *mv*, membrane vitelline; — pg_1, gaîne IIre d'un parasite déjà présent et à un stade avancé. — A $\times$ 4 (gross. : 97) [44, 45, 46].

TABLE DES MATIÈRES.

CHAPITRE II.

Vie parasitique à l'intérieur de l'hôte.

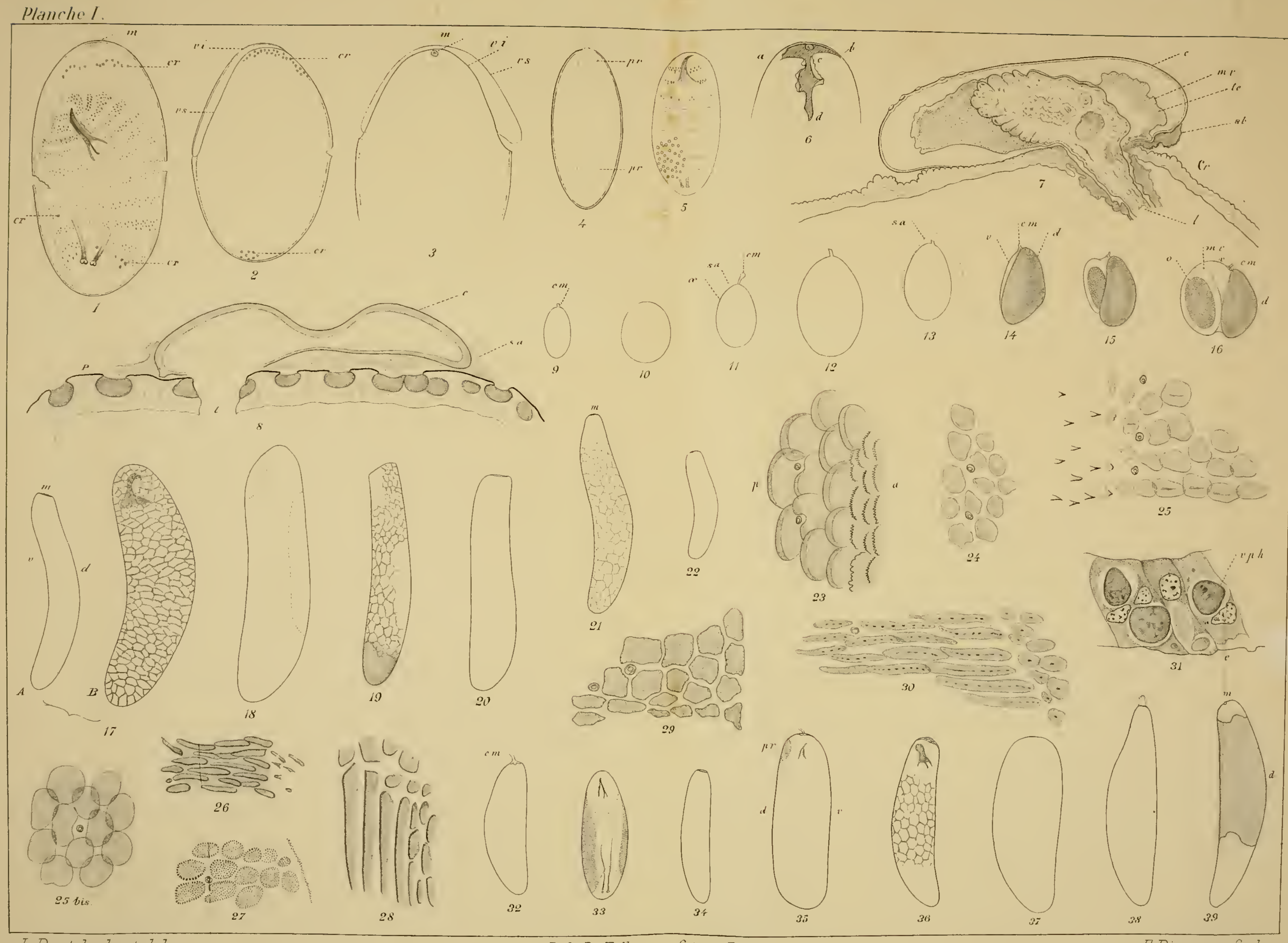
CHAPITRE III.

Dégâts parasitiques directs et réactions défensives de l'hôte.

CHAPITRE IV.

Questions détachées d'éthologie et de biologie, en relation avec le parasitisme.

Planche I.



J. Pantel ad nat. del — Lith. De Tollenaere frères Brux — F. Biesemans Sculp

Planche II

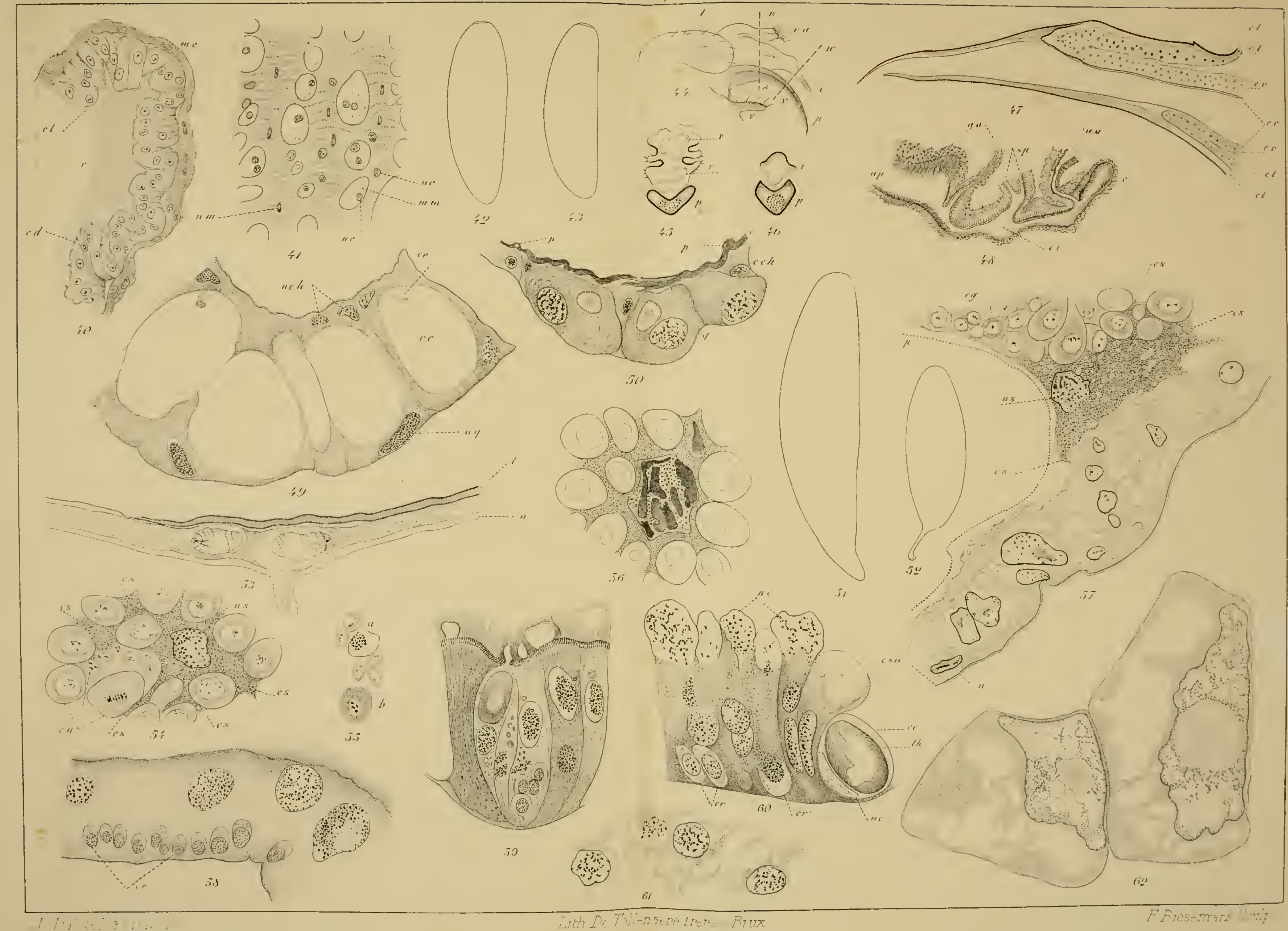
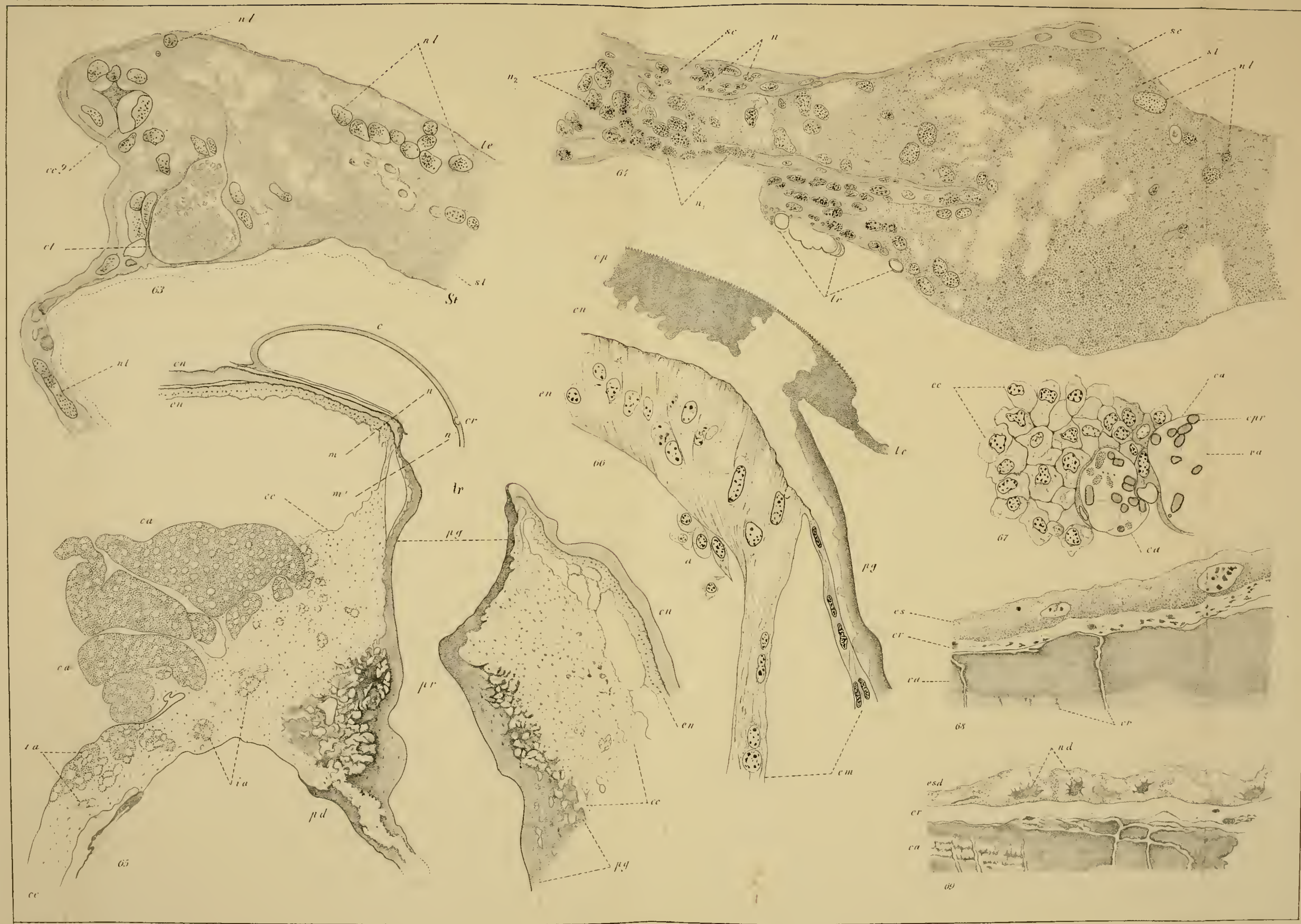
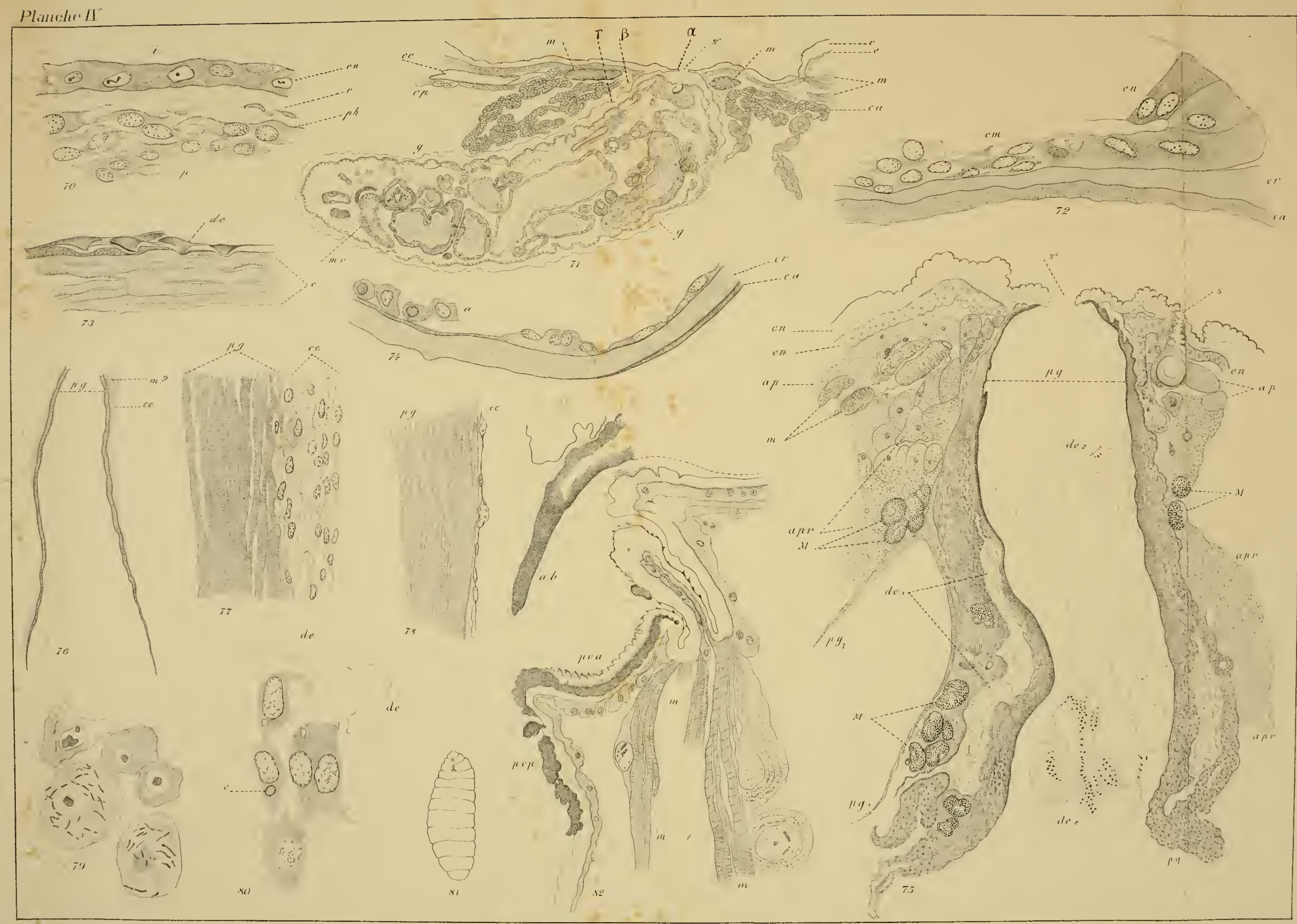


Planche III.



Lith. De Tollenaere frères, Brux.

Planche IV



J. Pantel ad nat del

Lith. De Tollenaere frères. Brux

F Biesemans Sculp

Planche V



J. Pantel ad nat. del.

Lith De Tollenaere frères Brux.

F. Besemens Sculp.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVI

2d FASCICULE

I. Les cinèses de maturation dans les deux règnes.
L'unité essentielle du processus meiotique
(SECOND MÉMOIRE),
par Victor GRÉGOIRE.

II. La manchette dans le spermatozoïde des mammifères
par J. VAN MOLLÉ.

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1910

Les Cinèses de maturation
DANS LES DEUX RÈGNES

L'unité essentielle du processus méiotique

(SECOND MÉMOIRE)

PAR

Victor GRÉGOIRE,

Professeur de Botanique et de Cytologie
a l'Université de Louvain.

(*Mémoire déposé le 23 février 1910.*)

Les Cinèses de maturation dans les deux règnes.

(SECOND MÉMOIRE.)

Ce travail est la continuation de celui que nous avons publié en 1905.

Il a pour but l'étude comparative des *documents* publiés jusqu'à l'heure actuelle sur la marche des cinèses de maturation dans les deux règnes, et sur leurs relations avec la réduction numérique des chromosomes.

Dans notre premier mémoire, nous avons proposé, pour plus de clarté, de diviser en deux périodes toute la grande étape des deux cinèses de maturation. La *première période* comprend toute la prophase de la première cinèse, elle comporte l'édification des chromosomes définitifs de la première figure et embrasse par conséquent les phénomènes qui s'échelonnent depuis le repos postgonial jusqu'à la diacinèse. La *seconde période*, commençant à la métaphase I, ou mieux au moment de la mise au fuseau I des chromosomes diacinétiques, va jusqu'à l'achèvement de la seconde cinèse. Nous n'avons, en 1905, étudié que la seconde période; nous avons essayé de montrer que, d'une part, dans beaucoup d'objets bien analysés, les phénomènes de cette période s'accomplissent suivant un schéma essentiellement unique que nous avons appelé, en utilisant des dénominations anciennes, le *schéma hétérohoméotypique;* que, d'autre part, la littérature existant alors n'apportait aucun cas bien démontré d'opposition à ce schéma.

Il nous resterait maintenant à étudier la première période. Seulement, depuis 1905, de nombreux mémoires ont paru qui rendent nécessaire un examen nouveau de la question de la réduction dans toute son ampleur, et

c'est ce que nous ferons dans le présent mémoire. Celui-ci, toutefois, suppose le premier et s'appuiera en partie sur lui pour ce qui concerne le schéma hétérohoméotypique.

De même qu'en 1905, c'est encore à l'admission d'une *interprétation essentiellement unique* que nous a conduit notre nouvelle étude, en ce sens qu'un seul type de maturation nous semble bien établi pour de nombreux cas et que, d'autre part, on ne peut opposer à la généralisation de ce type aucune objection bien fondée. Cette conclusion se dégage pour nous d'une étude attentive des *documents* de la bibliographie, éclairée par une connaissance personnelle de nombreux objets, tant animaux que végétaux[1].

La révision de la bibliographie dans la question actuelle est une tâche extrêmement ardue. Nous espérons qu'on nous pardonnera les omissions involontaires que nous aurions commises [2]. D'autre part les besoins de la clarté ont exigé maintes redites que le lecteur voudra bien excuser.

Nous n'envisageons ici que les objets dont le cycle de développement au point de vue de la reproduction est bien établi : aussi laissons-nous de côté les champignons et les protozoaires.

[1] Nous avons déjà, en 1905, donné une longue liste d'objets que nous avons pu observer nous-même; depuis lors, la série s'en est notablement accrue.

[2] Pour ne pas nous astreindre à des remaniements continuels, nous avons arrêté, en octobre dernier, la liste des mémoires que nous passerions en revue dans le corps de notre travail, en réservant pour un appendice les travaux qui paraîtraient après cette date. Nous signalerons toutefois en note, lorsque cela sera utile, les confirmations et contradictions que notre thèse rencontre dans ces travaux plus récents.

PREMIÈRE SECTION.

ÉTAT DE LA QUESTION. OPINIONS EN PRÉSENCE.

Nous consacrerons une première partie de notre travail à préciser, autant que nous le pourrons, la manière dont la question de la réduction chromosomique se pose à l'heure actuelle. Nous devrons rappeler, à cet effet, certaines données indispensables pour comprendre les nombreuses descriptions et interprétations en présence, puis nous nous efforcerons de définir et de classer les opinions.

CHAPITRE I.

NOTIONS PRÉLIMINAIRES.

§ 1. Constitution des « chromosomes » à la diacinèse [1].

1. *Chromosomes à deux branches.*

Le plus souvent, au moment de se placer à l'équateur du fuseau, les chromosomes de la première cinèse de maturation sont constitués simplement de *deux branches*, soit parallèles, soit entrelacées, soit croisées, soit plus ou moins divergentes, parfois en forme de V, parfois même plus notablement encore. Les aspects varient naturellement selon que l'on a affaire à des chromosomes longs ou à des chromosomes petits, FIG. 1 à 6.

[1] Avant d'avoir tranché la question de la valence des formations chromosomiques de la première cinèse, c'est-à-dire la question de savoir si elles représentent chacune une paire de chromosomes univalents, ou bien un chromosome univalent longitudinalement divisé, nous les désignerons sous le nom de « chromosomes », mais nous placerons cette expression entre guillemets toutes les fois qu'il sera nécessaire de rappeler que la question de la valence reste à trancher.



FIG. 1. Chromosomes I définitifs, *Lilium speciosum* (pollen) (GRÉGOIRE, 99).



FIG. 2. Chromosomes I définitifs de *Trillium grandiflorum* (pollen) (GRÉGOIRE, 05).

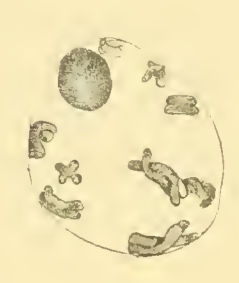


FIG. 3. Chromosomes I dans le *Funkia* (STRASBURGER, 00).



FIG. 4. Chromosomes I dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 05).





FIG. 5. Chromosomes I dans le triton (JANSSENS, 01).

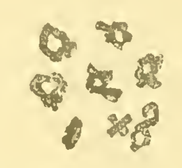


FIG. 6. Chromosomes I dans le *Myxine* (SCHREINER, 06).

Les deux branches, le plus souvent, ne sont pas longitudinalement divisées; dans certains objets cependant, elles montrent une division longitudinale plus ou moins nette, FIG. **7** à **10**.

Cette divison longitudinale des branches n'est souvent visible que durant quelque temps et n'apparaît plus à la fin de la prophase et au début de la métaphase; mais parfois elle demeure visible durant toute la prophase et la métaphase. D'autre part, dans certains objets où la fente longitudinale des deux branches est très nette, on constate assez souvent que les deux branches se terminent par une sorte de croix, FIG. **9**, *b*, *h*. Cet aspect, nous

le verrons, provient de ce que, dans les portions extrêmes des deux branches juxtaposées, les moitiés longitudinales s'écartent plus ou moins l'une de l'autre dans chaque branche ; les moitiés longitudinales qui se correspondent d'une branche à l'autre arrivent alors à se trouver juxtaposées l'une à l'autre et en même temps perpendiculaires au grande axe du chromosome : elles forment ainsi une figure analogue aux bras d'une croix :




Fig. 7. Chromosomes I dans le *Stenobothrus curtipennis* (H. B. Davis, 08).

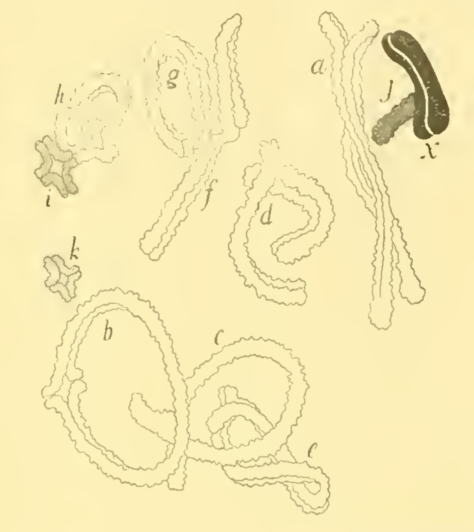


Fig. 9. Chromosomes I dans le *Brachystola* (Sutton).



Fig. 8. Chromosomes I dans le *Brachystola* (Sutton, 02).

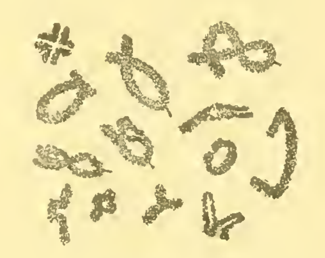


Fig. 10. Chromosomes I dans l'*Orchesticus* (Mac Clung, 02).

nous donnerons à ces formes chromosomiques le nom de chromosomes *à châton*, fig. 9, *b*, *h*.

Ajoutons enfin que, dans les chromosomes que nous appelons « à deux branches », celles-ci sont décrites comme n'étant pas divisées transversalement, mais comme étant bien continues dans toute leur longueur.

La description que nous venons de donner se rapporte à presque tous les végétaux et à de nombreux animaux.

2. *Chromosomes en tétrades.*

Outre la forme fondamentale à deux branches, on a décrit dans maints objets des chromosomes en *tétrades*. Mais il est très important de noter dès maintenant que cette expression prête à des confusions.

Appliquée pour la première fois aux chromosomes de l'*Ascaris*, formés de quatre éléments allongés placés en un faisceau, l'expression *tétrade* signifiait simplement un groupe prophasique de *quatre éléments destinés à être distribués, au cours des deux cinèses* maturatives, entre les quatre cellules-petites-filles. Cette acception n'inclut aucune interprétation sur l'origine et la valeur des quatre éléments de la tétrade et fait donc abstraction du point de savoir si le groupe quaterne est ou non bivalent ou de quelle façon il serait bivalent. C'est pourquoi, si l'on admet que, dans les chromosomes à deux branches divisées longitudinalement, dont nous venons de parler, FIG. 7, 8, 9, 10, une des deux cinèses sépare les branches elles-mêmes, tandis que l'autre cinèse sépare les moitiés longitudinales des branches, rien n'empêche de donner à ces chromosomes à deux branches le nom de tétrades, quelle que soit d'ailleurs l'origine et la valeur des deux branches. Nous-même avons employé cette façon de parler en 1899.

Seulement, chez RUECKERT et dans l'école de WEISMANN (HAECKER, VOM RATH), l'expression de tétrade a pris une signification plus restreinte qui a prévalu chez beaucoup d'auteurs. On a désigné par là des chromosomes formés de deux branches plus ou moins juxtaposées, mais portant chacune en leur milieu une *fente transversale*, FIG. 11, les deux branches étant d'autre part considérées par les auteurs comme représentant deux moitiés longitudinales authentiques. Ces chromosomes peuvent d'ailleurs demeurer notablement plus longs que larges, mais parfois ils sont amenés par condensation et raccourcissement à prendre la forme de quatre corpuscules un peu allongés ou même sphériques disposés en une figure carrée.

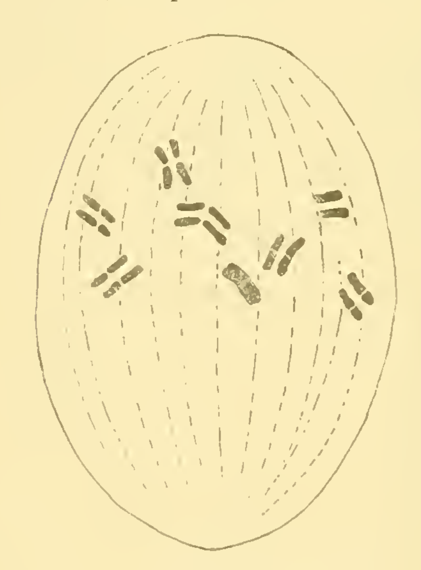
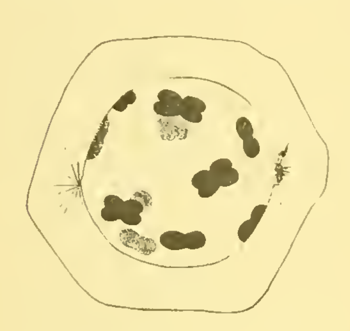


FIG. 11. Tétrades-bâtonnets du *Cyclops*, d'après RUECKERT (93).

Seulement, même dans les tétrades à fente transversale, il importe de distinguer *deux types*.

Dans les travaux de RUECKERT, HAECKER, VOM RATH et les publications plus récentes de POPOFF (08) et de GOLDSCHMIDT (08), elles présentent, d'une façon presque schématique, un chromosome allongé, divisé longitudinalement et coupé transversalement, FIG. **11**. Mais dans beaucoup d'autres travaux récents, on décrit comme tétrades ou du moins comme forme préalable aux tétrades des chromosomes « *en croix* », analogues aux chromosomes *à châton* dont nous avons parlé plus haut, mais dans lesquels les deux branches, au lieu de demeurer plus ou moins juxtaposées, sont au contraire redressées et placées sur le prolongement l'une de l'autre, FIG. **8**, *i*, *j*, FIG. **9**, *i*, *k*, FIG. **10**, FIG. **12**. Dans certains objets, ces formes en croix sont décrites comme persistant jusqu'à la métaphase; ailleurs, elles sont décrites comme acquérant, par condensation, la forme de quatre sphérules ou de quatre corpuscules ovales, FIG. **13**.


FIG. 12. Tétrades-croix dans l'*Anasa* (FOOT et STROBELL, 08).


FIG. 13. Tétrades de l'*Anasa*, d'après PAULMIER (99).

Cette distinction entre les *tétrades-bâtonnets* (c'est ainsi que nous appellerons les tétrades du type de RUECKERT) et les *tétrades-croix* est fort importante et pour deux motifs entre autres que nous voulons signaler dès maintenant.

C'est d'abord au point de vue de leur homologie avec les chromosomes ordinaires à *deux branches* dont nous avons parlé plus haut, c'est-à-dire concernant le point de savoir quelles sont, dans les tétrades, les parties homologues des deux « branches ». Dans les tétrades-bâtonnets, FIG. **14**, *A*, ce sont les deux moitiés longitudinales de la tétrade qui sont considérées par les auteurs comme homologues des deux branches d'un chromosome ordinaire, ces branches ayant, pour donner la tétrade, subi une division transversale. Au contraire, nous verrons que, dans les tétrades-croix, FIG. **14**, *B*, il faut, — ainsi que le font d'ailleurs presque tous les auteurs, — considérer

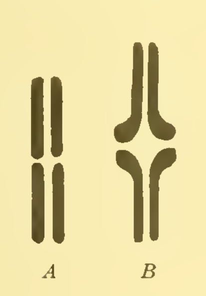


FIG. 14. Schéma des tétrades-bâtonnets et des tétrades-croix.

comme homologues des deux branches ordinaires non pas les deux moitiés longitudinales, mais les deux moitiés transversales. En d'autres termes, tandis que, dans les figures de RUECKERT, il faut considérer les tétrades comme formées de deux « *branches* » *juxtaposées*, mais dont chacune est divisée transversalement en son milieu, au contraire, dans l'hypothèse des croix, il faut considérer les tétrades comme formées de deux « *branches* » *aboutées*.

Une seconde différence entre les tétrades-bâtonnets et les tétrades croix concerne la valeur objective de ces deux genres de tétrades. Pour saisir ce point, il faut se rappeler que certains auteurs ont, à maintes reprises, observé des tétrades dans des cinèses somatiques, soit à l'état normal, soit dans des conditions spéciales d'expérimentation. C'est à l'état normal que WOLTERECK (98) en observe dans les cellules nourricières du *Cypris*, GIARDINA (02) dans les mêmes éléments chez le *Dytiscus*, DELLA VALLE (07) dans les cinèses somatiques de la Salamandre, FIG. **15**, *a*, POPOFF (08) dans les cellules du foie de la *Paludina*, FIG. **15**, *b*, MARCUS (08) dans le thymus. D'autre part, HERTWIG (96), HAECKER (00) et SCHILLER (08),



FIG. 15. « Tétrades » somatiques : *a*, dans la Salamandre (DELLA VALLE, 07); *b*, dans le *Cyclops* (SCHILLER, 08); *c*, dans la *Paludina* (POPOFF, 08).

FIG. **15**, *c*, en provoquent expérimentalement l'apparition dans les œufs en segmentation, en les traitant par la strychnine, l'éther, le chloroforme. NEMEC (02) les observe dans les racines chloralisées (1).

Dans ces différents cas, les tétrades se comptent, non pas en nombre réduit, mais en nombre normal. Comme, d'autre part, elles paraissent toutes semblables aux tétrades du type RUECKERT, quelques auteurs, MARCUS, DELLA VALLE et POPOFF, en concluent que l'on ne peut attribuer aux tétrades observées dans les cinèses maturatives aucune relation avec la réduction numérique, aucun lien avec la bivalence des chromosomes. La forme tétradique correspond, d'après eux, à un état pathologique du chromosome

(1) Nous ne donnons pas la bibliographie complète de la question. On la trouvera, jusqu'en 1907, dans le mémoire de DELLA VALLE (07).

tendant à amener son tronçonnement transversal. POPOFF en tire même des considérations en faveur de la thèse que la prophase synaptique représenterait une cinèse avortée, dans une cellule en dépression, telle qu'est, d'après lui, la cellule-œuf avant son grand accroissement.

Nous verrons plus tard que cette constatation de tétrades dans les cellules somatiques — quelle que soit d'ailleurs leur explication, — apporte une donnée intéressante au point de vue de l'explication de certaines tétrades de maturation. Seulement, ce que nous voulons dès maintenant faire ressortir, c'est qu'il faudra encore distinguer à ce sujet les tétrades bâtonnets et les tétrades-croix. C'est aux premières seules que pourrait s'appliquer l'analogie avec les „tétrades somatiques" et non pas aux tétrades-croix. D'abord, parce que, dans celles-ci, comme nous venons de le dire, la „fente transversale" ne correspond pas, comme dans les premières, à une segmentation transversale des *branches* chromosomiques, mais bien à la distinction des deux branches elles-mêmes; mais surtout parce que, ainsi que nous le verrons, il est certain que cette „fente transversale" des tétrades-croix marque bien le point de la séparation dicentrique de l'une des deux cinèses de maturation. Aussi, — quoi qu'il en soit des tétrades-bâtonnets, — il est certain qu'on ne peut, en aucune façon, considérer la fente transversale des tétrades-croix comme le résultat d'un tronçonnement pathologique des chromosomes : les tétrades-croix sont des tétrades authentiques et normales.

§ II. Le schéma hétérohoméotypique.

Dans cette section où nous proposons de définir l'état de la question, il ne sera pas inutile de rappeler les points dans lesquels se résume pour nous le schéma hétérohoméotypique [1].

[1] En définissant ici, en partie, les « caractères » de la cinèse hétérotypique et de la cinèse homéotypique, nous voulons seulement décrire comment les choses se passent, sans vouloir dès maintenant fixer lesquels de ces traits sont essentiellement propres aux cinèses de maturation et les distinguent des cinèses somatiques. Rappelons aussi que nous avons, en 1905, désigné sous les noms de prophase I, métaphase I, métaphase II et ainsi de suite les différents stades des deux cinèses. Nous avons proposé d'appeler *intercinèse* l'étape qui sépare la première cinèse de la seconde, quel que soit le degré de transformation des chromosomes durant cette période, — qu'il y ait passage direct d'une cinèse à l'autre ou bien qu'il se produise une reconstitution nucléaire, — et précisément dans le but d'inclure sous une même désignation tous les cas possibles.

Nous l'avons, — il faut le noter, — défini principalement pour les cas de chromosomes *à deux branches* et alors il comporte les traits suivants :

1) Présence, à la diacinèse, de „chromosomes“ en nombre réduit ou haploïdique, formés souvent de branches assez indépendantes, FIG. **16**, *A*, (le schéma supposant une espèce où le nombre diploïdique est 6).

2) Séparation, à la première cinèse, des deux branches constitutives des „chromosomes“, grâce à une insertion *superposée* des deux branches, FIG. **16**, *B*.

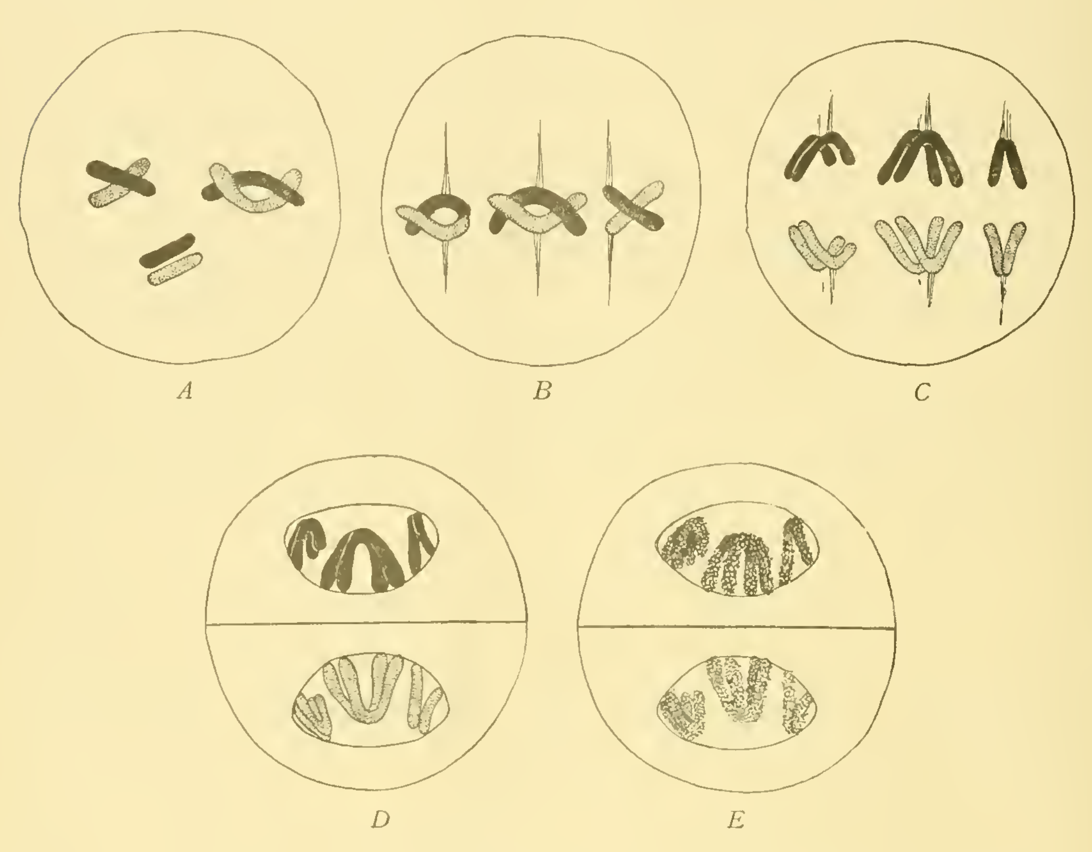


FIG. 16. Cinèse hétérotypique à partir de la diacinèse.

3) Présence, dans les „chromosomes-filles“ I, pendant l'anaphase ou dès la métaphase, d'une fente longitudinale, parfois visible dans les deux branches des chromosomes diacinétiques *(division longitudinale anaphasique)*, FIG. **16**, *C*. Suivant que l'insertion des „chromosomes“ au fuseau est terminale (FIG. **16**, *B*, à droite), ou médiane (FIG. **16**, *B*, au milieu), ou intermédiaire (FIG. **16**, *B*, à gauche), les „chromosomes-filles“ prennent, par

suite de leur division longitudinale, la forme de **V** simples (FIG. **16**, *C*, à droite), de **V** doubles (FIG. **16**, *C*, au milieu), de **V** caudés (FIG. **16**, *C*, à gauche).

4) Après une intercinèse plus ou moins courte, marquée parfois par une reconstitution nucléaire, FIG. **16**, *D*, *E*, mais qui souvent ne comporte pas pareil phénomène (la reconstitution nucléaire pouvant d'ailleurs présenter tous les degrés d'avancement), les « chromosomes-filles » I reparaissent constitués de leurs deux moitiés longitudinales, FIG. **17**, *A*.

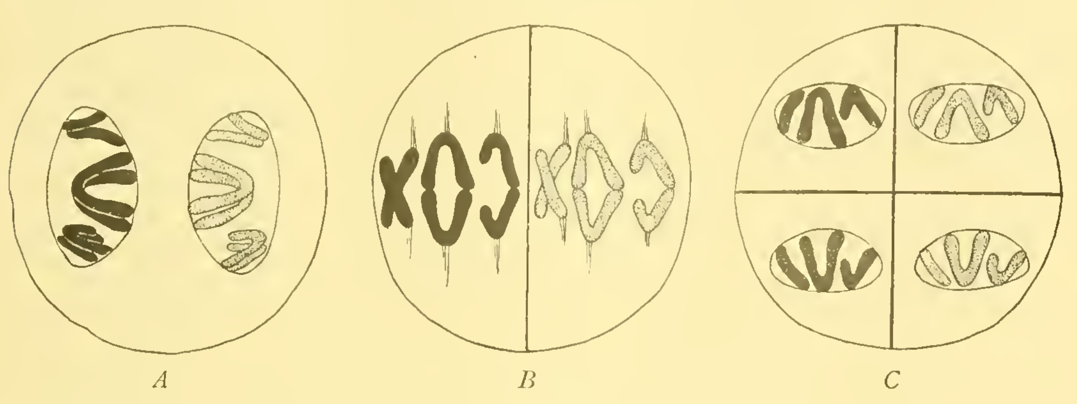


FIG. 17. Schéma de la cinèse homéotypique.

5) Ils se placent au fuseau de la seconde figure de façon à se dissocier en leurs deux moitiés longitudinales [1], FIG. **17**, *B* et *C*.

La cinèse hétérotypique, *si l'on s'en tient à la seconde période*, comporte donc comme traits principaux : le nombre haploïdique à la prophase, les formes spéciales de « chromosomes » à branches assez indépendantes, la séparation de ces deux branches à la première cinèse, et la présense d'une fente longitudinale dans les chromosomes-filles I. La cinèse homéotypique comporte le fait de recevoir des chromosomes déjà divisés en long pendant une cinèse précédente et qu'elle n'a plus qu'à dissocier en leurs moitiés. C'est l'étude de la première période qui nous apprendra le vrai caractère fondamental de l'hétérotypie.

[1] Des cinq points que nous venons de définir, rappelons que les trois premiers seuls avaient été décrits par FLEMMING en 1887. L'auteur n'a pas pu, en effet, se rendre compte de la signification de la fente longitudinale anaphasique. Lui-même déclare ce point fort obscur. Ce n'est que plus tard (FARMER et STRASBURGER pour les végétaux en 1895, MEVES pour les animaux en 1896), que la division longitudinale a été mise en rapport avec la seconde cinèse, et on s'est alors formé de l'homéotypie une conception différente de celle de FLEMMING. FARMER et STRASBURGER abandonnèrent d'ailleurs ensuite, durant quelque temps, leur interprétation et c'est en 1899-1900 que les recherches de GUIGNARD, de GRÉGOIRE et de STRASBURGER établirent pour les végétaux le schéma hétérohoméotypique précédemment adopté par MEVES (96) pour les animaux.

Nous verrons plus tard que les traits de l'hétérohoméotypie s'appliquent parfaitement même aux objets où les chromosomes diacinétiques sont en forme de tétrades-croix.

§ III. Les stades de la prophase.

Nous devons, pour la clarté de notre exposé, rappeler dès maintenant les principaux stades que la plupart des descriptions récentes ont distingués dans la prophase de la première cinèse de maturation, mais en nous réservant de discuter plus tard cette sériation. Il faut considérer séparément, d'un côté, les sporogénèses végétales et les spermatogénèses animales (sauf quelques exceptions) et, d'un autre côté, l'ovogénèse animale.

1. Sporogénèse et Spermatogénèse.

Le stade pour ainsi dire central de la prophase est marqué, comme nous l'avons dit en 1904, par la présence dans le noyau d'anses spirématiques épaisses paraissant à première vue indivises dans leur épaisseur, FIG. **18** et **19**, plusieurs auteurs les décrivant

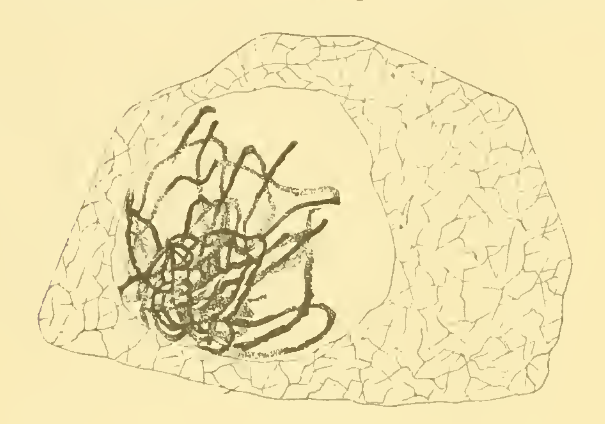


FIG. 18. Noyau pachytène dans le *Drosera* (BERGHS, 05).



FIG. 19. Noyau pachytène dans les spermatocytes de *Spinax* (SCHREINER, 06).

même comme constituées d'un ruban achromatique assez large portant une unique série linéaire de chromomères. Ces anses, chose importante, sont, d'après la plupart des auteurs, en nombre haploïdique, et, assez souvent, elles sont orientées dans la cavité nucléaire : elles tournent toutes d'un même côté leur convexité. Dans les animaux, l'orientation est généralement très régulière, les anses montrant distinctement, dans beaucoup d'objets, leurs extrémités libres dirigées vers un même pôle du noyau et développant leur convexité dans le pôle opposé, FIG. **19**. De là le nom de *bouquet* donné par EISEN à cette disposition.

Dans les végétaux au contraire, l'orientation est beaucoup moins apparente et, au stade dont nous parlons, nous ne connaissons que peu de cas où l'on ait observé nettement l'orientation en bouquet.

C'est pourquoi nous préférons, dans le but d'inclure tous les cas, appeler ce stade ou bien : *noyaux pachytènes* (WINIWARTER, 00), ou *pachynema* (GRÉGOIRE, 07), ou bien, comme nous l'avons fait en 1904, le *spirème épais* [1].

Cela étant, l'étude de la prophase se ramène à deux questions :

a) Comment se forment ces anses épaisses aux dépens du réseau nucléaire?

b) Comment ensuite ces anses pachytènes elles-mêmes donnent-elles naissance aux « chromosomes » définitifs de la première cinèse? C'est pourquoi on peut diviser la prophase en stades préspirématiques et en stades postspirématiques (GRÉGOIRE, 07).

Stades préspirématiques.

Dans la plupart des cas, on décrit la reconstitution d'un noyau à l'aide des anses télophasiques de la dernière cinèse goniale. Quelques auteurs ont admis un passage direct de la couronne polaire goniale au spirème épais, en ce sens que les anses chromosomiques de la dernière télophase goniale deviendraient directement les anses pachytènes [2]. Les recherches récentes ont toutes montré qu'il n'en va pas ainsi, mais que les chromosomes de la télophase goniale se transforment toujours en un réseau plus ou moins parfait. — Dès le moment où les noyaux-filles de la dernière cinèse goniale sont reformés et que la division cellulaire s'est accomplie, les cellules méritent le nom de *sporocytes* et de *spermatocytes*. Le stade de noyau reconstitué peut donc s'appeler le stade de *réseau cytaire* ou le noyau cytaire quiescent.

Les sporocytes et spermatocytes vont maintenant subir un certain accroissement presque toujours assez restreint. Pendant cet accroissement, la prophase de la cinèse hétérotypique, — contrairement à ce qui a lieu dans l'ovogénèse, — se fait généralement d'une *manière continue*, c'est-à-dire

(1) En employant l'expression : le spirème, nous ne voulons pas signifier un peloton continu, mais simplement l'*état spirémateux* des cordons chromatiques.

(2) Les SCHREINER admettent que les anses chromosomiques alvéolisées demeurent discernables dans les noyaux postgoniaux. Néanmoins, ils n'admettent pas du tout que ces anses deviennent ensuite directement les anses du spirème épais.

que vont se dérouler sans interruption les phénomènes qui édifient les « chromosomes I » et les amènent à s'insérer au fuseau pour la métaphase I.

Voici la série des *stades préspirématiques*.

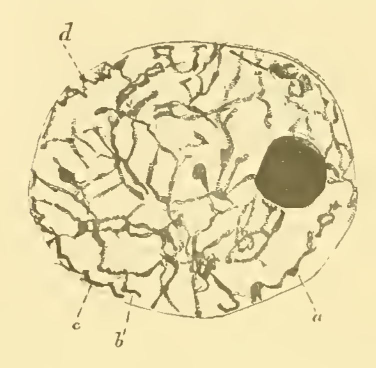


Fig. 20. Passage du réseau au stade leptotène dans l'*Allium fistulosum* (Grégoire, 07).



Fig. 21. Noyau leptotène (ou lepto-zygotène) nettement polarisé dans l'*Osmunda regalis* (Grégoire, 07).

Tandis que, dans une cinèse somatique, on voit le réseau quiescent se décomposer typiquement en des bandes alvéolaires ou en des tractus qui, par un mouvement de concentration, se transforment en chromosomes homogènes définitifs (Grégoire, 03, 06, Martins Mano, 04, Strasburger, 05) (¹), ici au contraire, il se forme aux dépens du réseau, — avec ou sans intervention de bandes alvéolaires, avec ou sans intervention de stades préalables dont nous parlerons plus tard, — un ensemble de *filaments minces* généralement assez longs, fig. **20** à **23**. Souvent dans les animaux, fig. **22**. **23**, rarement dans



Fig. 22. Noyau leptotène (ou lepto-zygotène) dans le *Batracoseps* (Janssens, 05).



Fig. 23. Noyau leptotène dans le *Spinax niger* (Schreiner, 06).

(¹) Nous devons maintenir, contre l'interprétation opposée de Bonnevie (08), notre description de la prophase et de la télophase somatique. Nous y reviendrons dans un mémoire actuellement en préparation.

les végétaux, FIG. **21**, ils montrent une orientation et une polarisation nette : les filaments minces sont disposés en anses, tournant leur convexité vers un même pôle du noyau et dirigeant leurs extrémités libres vers le pôle opposé. C'est le stade de *noyau leptotène* (WINIWARTER, 00), ou *leptonema* (GRÉGOIRE, 07), ou noyau à filaments minces. Ce stade est toujours nettement distinct des noyaux pachytènes proprement dits, c'est-à-dire des noyaux contenant *uniquement* des anses épaisses. Seulement il n'est pas toujours séparable d'un autre stade préspirématique dont nous allons parler maintenant.

Pour certains auteurs, la transition entre les noyaux leptotènes et les noyaux pachytènes ne comporte qu'un épaississement graduel des filaments minces. Pour beaucoup d'autres [1], il se place ici un stade essentiel, comportant l'association deux à deux des filaments minces des noyaux leptotènes et un rapprochement graduel des deux filaments associés, donnant



FIG. 24. Début du stade zygotène dans l'*Allium fistulosum* (GRÉGOIRE, 07).

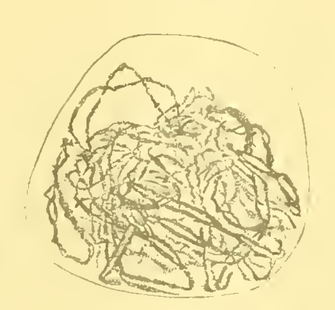


FIG. 25. Noyau zygotène en plein développement dans l'*Osmunda regalis* GRÉGOIRE, 07).



FIG. 26. Noyau zygotène dans le *Tomopteris* (SCHREINER, 08).

origine aux anses épaisses des noyaux pachytènes, FIG. **21, 22, 24, 25, 26, 27**. Nous avons (07) proposé, pour ce stade, le nom de noyaux *zygotènes* [2].

Il arrive, nous le verrons, que les filaments se dégageant graduellement du réseau se montrent associés deux par deux dès leur formation. Dans ces cas, il n'y a pas de vraie distinction entre le noyau leptotène et le noyau zygotène. Nous verrons aussi plus tard que l'on décrit, dans certains végétaux, un stade intermédiaire entre le réseau cytaire et le stade lepto-zygotène.

Tels sont les stades que l'on décrit dans l'étape préspirématique.

(1) Nous tenons à répéter que nous ne faisons ici qu'exposer la description des stades donnée par les auteurs et que nous n'avons pas ici à justifier l'une ou l'autre sériation : nous le ferons plus tard.

(2) JANSSENS propose, pour une raison que nous verrons plus tard, le nom de noyaux *amphitènes*.

Stades postspirématiques.

Les anses épaisses, après être demeurées assez longtemps orientées



FIG. 27. Noyau zygotène plus avancé, dans le *Tomopteris* (SCHREINER, 08).



FIG. 28. Noyau pachytène déroulé, dans l'*Allium* (BERGHS, 04).

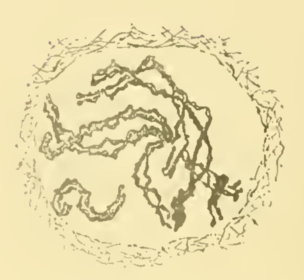


FIG. 29. Début du stade strepsitène dans l'*Allium* (BERGHS, 04).

(noyau pachytène orienté), du moins dans les animaux, se détendent ensuite dans la cavité nucléaire qu'elles traversent en tous sens (pachytène déroulé, FIG. **28**). Avant de se détendre ou seulement ensuite, elles montrent un nouveau phénomène. Jusqu'à ce moment les anses pachytènes, nous venons de le dire, paraissaient indivises dans leur épaisseur. Nous aurons



FIG. 30. Anses strepsitènes dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 07).



FIG. 31. Noyau strepsitène dans le *Lilium canadense* (ALLEN, 05).



FIG. 32 Stade strepsitène dans le *Batracoseps* (JANSSENS, 05).



FIG. 33. Stade strepsitène dans le *Tomopteris* (SCHREINER, 05).

à voir plus tard si elles le sont réellement. En tous cas, après avoir été, quelque temps, au moins apparemment indivises, elles deviennent *nettement* doubles, et cela se manifeste dans toute leur étendue. C'est ce phénomène ainsi défini que nous avons appelé *dédoublement longitudinal* (1).

Il amène la présence, dans le noyau, d'anses, orientées ou non, formées de deux filaments entrelacés fort indépendants l'un de l'autre et montrant souvent, entre eux, de grands écartements, FIG. **29, 30, 31, 32, 33.** C'est le stade des noyaux *diplotènes* (WINIWARTER, 00) — ou mieux noyaux *strepsitènes* ou *strepsinema* (DIXON, 00, GRÉGOIRE, 07), cette dernière expression rappelant les entrelacements caractéristiques de cette période.

Pendant les stades de noyaux leptotènes, zygotènes et pachytènes, et quelquefois pendant le dédoublement longitudinal, on constate souvent une « contraction » de l'élément chromatique, un ramassement des anses dans un pôle du noyau, FIG. **18, 25** (voir aussi FIG. **35, 36**). On désigne cette contraction sous le nom de « *synapsis* » (en détournant cette expression du sens que lui avait donné MOORE, 96), ou bien encore sous le nom de *synizesis* (MAC CLUNG, 05). Nous y reviendrons plus tard. Notons seulement ici que certains auteurs, avec WINIWARTER, n'appellent noyaux synaptènes que les noyaux dans lesquels s'opère la conjugaison des filaments minces, donc nos noyaux zygotènes.

Nous avons proposé (07) d'appeler *étape synaptique* toute l'évolution nucléaire jusqu'aux noyaux diplotènes ou strepsitènes, comprenant, comme stades admis sans discussion, les noyaux leptotènes, pachytènes, strepsitènes, et comme stade discuté, les noyaux zygotènes.



FIG. 34. Seconde contraction dans le *Lilium candidum* (FARMER-MOORE, 05).

Dans la sporogénèse et la spermatogénèse, les anses strepsitènes achèvent tout de suite leur évolution vers les chromosomes définitifs par des phénomènes qu'on décrit de façons fort différentes. C'est ici que se place une disposition nucléaire dont plusieurs auteurs veulent faire un stade régulier et fondamental où il faudrait chercher le secret de la pseudo-réduction : c'est un stade de *seconde*

(1) Nous avons proposé ce nom, de préférence à celui de *division* longitudinale, pour ne rien préjuger concernant la nature intime du phénomène.

contraction (second synapsis de SARGANT, 97). Les anses seraient groupées autour d'un centre de façon à orienter vers la périphérie leur convexité, FIG. 34 (FARMER-MOORE, 03, 05).

Enfin, au stade ultime de la prophase, les chromosomes définitifs, souvent constitués de deux branches, sont librement distribués dans la cavité nucléaire, souvent à la périphérie de celle-ci : c'est la disposition qu'HAECKER a le premier désignée sous le nom de stade de la *diacinèse* [1], FIG. 1, 3, 4.

Telles sont les étapes de la prophase. Nous osons affirmer que, dans toute sporogénèse et dans toute spermatogénèse, on retrouvera l'étape synaptique et que toute étude qui ne la mentionne pas est, de ce chef, incomplète sur un point essentiel.

2. Ovogénèse.

Comme on le sait, l'ovocyte, avant d'accomplir les deux cinèses de maturation, est le siège d'un notable accroissement, bien plus considérable que celui que montrent les autres gonotokontes ou tétradocytes. Pendant ce long stade, le noyau passe par l'état de « vésicule germinative » : il contient souvent, outre un ou plusieurs nucléoles, une organisation plus ou moins réticulée, parfois assez peu colorable, et que l'on pourrait, à première vue, dans certains objets du moins, considérer comme tout à fait homologue d'un repos nucléaire ordinaire, qui précéderait ici la première cinèse de maturation. Cependant, RUECKERT (92) et BORN (92, 94), pour les Sélaciens et les Batraciens, avaient déjà admis deux choses : en premier lieu, que, à la veille de subir le grand accroissement qui le caractérise, l'ovocyte montre déjà des chromosomes dédoublés longitudinalement [2], orientés en anses régulières; en second lieu, que ces chromosomes doubles gardent, dans le réseau de la vésicule germinative, leur autonomie et, qu'après l'accroissement, ils deviennent, — à l'aide d'une transformation importante, il est vrai, dans l'opinion de RUECKERT, — les chromosomes diacinétiques de la première prophase de maturation. Les auteurs avaient ainsi découvert dès lors l'existence dans l'ovogénèse, avant l'accroissement notable de l'ovocyte, d'un stade de noyaux diplotènes et ils le considéraient comme la préparation des chromosomes hétérotypiques.

---

(1) De ces différents stades, ceux de spirème épais et d'anses strepsitènes sont connus depuis les premiers travaux sur la sporogénèse et la spermatogénèse. C'est à la suite du travail de WINIWARTER (00) sur l'ovogénèse des mammifères que l'attention s'est portée sur les stades leptotènes et zygotènes.

(2) En donnant ici à cette expression un sens purement descriptif.

Seulement, les études ultérieures montrèrent que les descriptions de nos auteurs étaient demeurées incomplètes ou imprécises en deux points principaux : d'abord, ils n'avaient pas étudié suffisamment l'origine des chromosomes diplotènes qu'ils rattachaient directement aux anses chromosomiques du dernier diaster ovogonial; ensuite, ils n'avaient pas vu les chromosomes diplotènes devenir eux-mêmes, sans nouvelle complication, les chromosomes définitifs.

Griffin (99), dans le *Thalassema*, fit un pas de plus : il observa, avant l'accroissement, des noyaux pachytènes montrant des anses chromosomiques en nombre réduit, puis le dédoublement longitudinal de ces anses; il vit les chromosomes doubles persister dans la vésicule germinative et devenir les anneaux de la prophase hétérotypique. L'auteur cependant n'observa pas l'étape synaptique au complet.

A l'opposé des descriptions de Rueckert, de Born et de Griffin, on trouve un groupe d'auteurs qui ne recherchent qu'après l'accroissement seulement les stades *complets* de l'édification des chromosomes hétérotypiques. Les uns, comme Carnoy et Lebrun (97-00), Lebrun (02), rejetant la persistance autonome des chromosomes durant l'accroissement, décrivent la formation des chromosomes des cinèses polaires aux dépens des nucléoles. D'autres, au contraire, admettent qu'ils s'édifient aux dépens du réseau de la vésicule germinative. Parmi ces derniers auteurs, les uns ont bien observé, avant l'accroissement, certains aspects de l'étape synaptique (les noyaux pachytènes et diplotènes), mais ils les considèrent comme les vestiges d'une cinèse avortée (Haecker, 92, Woltereck, 96); d'autres (Schockaert, 02, et van der Stricht, 98) ne donnent pas d'explication de ces apparences. — D'autres auteurs enfin ne commencent leur étude qu'après l'accroissement [1].

Dans l'entretemps, on avait étudié activement la sporogénèse végétale et la spermatogénèse animale : on y avait observé la contraction synaptique, le spirème épais, le strepsinéma, en un mot les aspects caractéristiques de l'étape que nous avons appelée l'*étape synaptique*.

Or, Winiwarter, étudiant en 1900 l'ovogénèse des mammifères, démontra que tous les stades de l'étape synaptique se retrouvent dans

---

[1] Nous verrons que ces différentes modalités de description se retrouvent dans des travaux plus récents : Hertwig (08) et Popoff (07) considèrent l'étape synaptique comme une caryocinèse avortée; King (09) adopte une opinion voisine de celle de Carnoy et Lebrun; K. Foot et Strobell (05) ne décrivent pas d'étape synaptique.

l'ovogénèse, FIG. **35**, **36**, **37**, mais précédant l'accroissement considérable qui caractérise l'ovocyte. Ce n'est qu'après le stade de noyaux diplotènes que les œufs prennent leur grand accroissement. De plus, l'auteur étudia le premier en détail les stades de transition entre le repos cytaire postgonial et le stade de noyaux pachytènes : il y décrivit les noyaux leptotènes et les

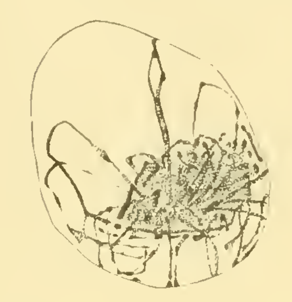


FIG. 35. Noyau lepto-zygotène dans le *Lapin* (WINIWARTER, 00).



FIG. 36. Noyau pachytène dans le *Lapin* (WINIWARTER, 00).

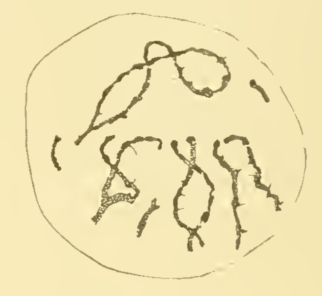


FIG. 37. Noyau diplotène (ou strepsitène) dans le *Lapin* (WINIWARTER, 00).

noyaux synaptènes à filaments conjugués (nos noyaux zygotènes). Enfin, l'auteur suivit la transformation des anses diplotènes en un réseau apparent constituant la vésicule germinative (noyaux dictyés). Seulement, WINIWARTER ne put pas suivre les anses chromosomiques à travers toute la période d'accroissement jusqu'à les voir devenir les chromosomes définitifs.

Depuis lors, la plupart des études qui ont été faites sur l'ovogénèse ont retrouvé, entre le repos postgonial (repos ovocytaire) et le stade de

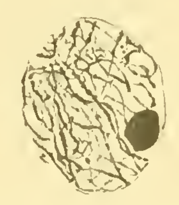


FIG. 38. Noyau leptotène de *Scyllium* (MARÉCHAL, 07).



FIG. 39. Noyau pachytène de *Scyllium* (MARÉCHAL, 07).

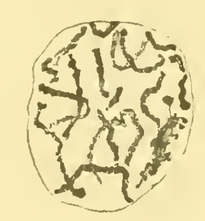


FIG. 40. Noyau pachytène déroulé de *Scyllium* (MARÉCHAL, 07).

grand accroissement de l'ovocyte, tous les stades d'une étape synaptique absolument typique (avec cette réserve toutefois que, dans certains cas, le stade strepsitène ne s'accuse pas très nettement avant le grand accroissement). MARÉCHAL, entre autres, a retrouvé ces stades dans plusieurs poissons, dans les Tuniciers, dans l'Amphioxus, FIG. **38**, **39**, **40**. De plus, la plupart des auteurs admettent que les chromosomes strepsitènes persistent autonomes dans le réseau d'accroissement qui apparaît après le stade

diplotène et qu'ils deviennent les chromosomes diacinétiques de la première figure polaire.

Nous n'hésitons pas à dire que, dans toute ovogénèse, on retrouvera, *avant le grand accroissement*, la sériation que nous indiquons ici : noyau quiescent, noyaux leptotènes (stade discuté : noyaux zygotènes), noyaux pachytènes, noyaux strepsitènes (du moins souvent); ensuite, après le grand accroissement : achèvement de la prophase et diacinèse. C'est là, à nos yeux, une *loi générale* de l'ovogénèse, de toute ovogénèse.

Il y a ainsi concordance absolue entre l'ovogénèse, d'une part, et, d'autre part, la spermatogénèse et la sporogénèse, au point de vue de la prophase. Seulement, il faut considérer que, dans l'ovogénèse, la préparation des chromosomes hétérotypiques est, pour ainsi dire, coupée en deux tronçons par l'intercalation du stade d'accroissement considérable qui caractérise l'ovocyte : la prophase débute avant le grand accroissement et s'achève après celui-ci.

Aussi avons-nous proposé récemment de modifier, FIG. **41**, le schéma classique, — proposé la première fois par BOVERI, — pour l'ovogénèse. Le

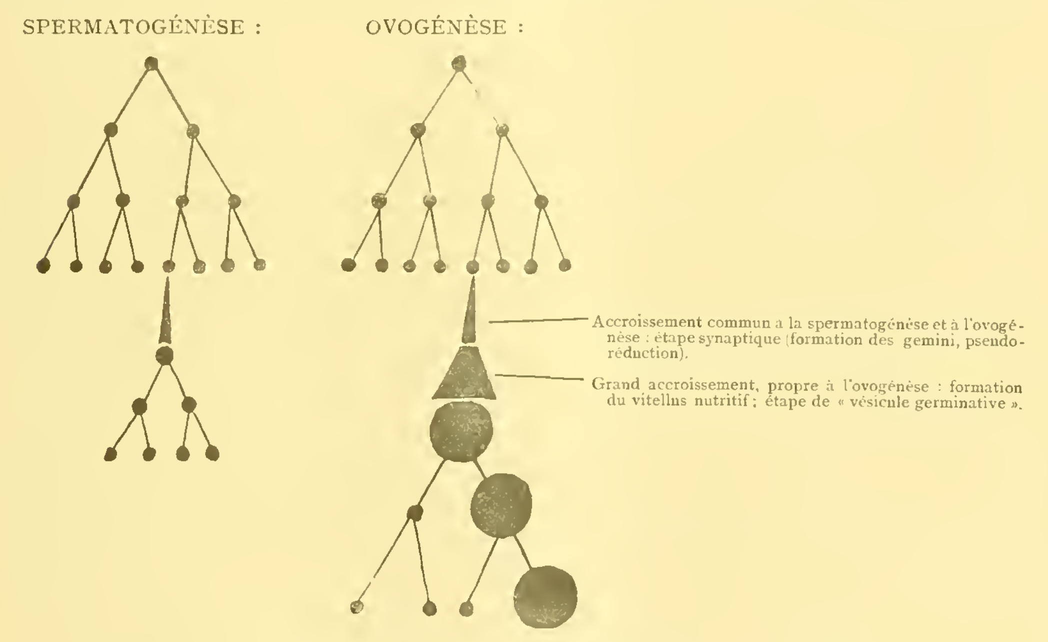


FIG. 41. Schémas comparés de la spermatogénèse et de l'ovogénèse.

triangle noir qui indique l'accroissement de la cellule cytaire doit être, dans l'ovogénèse, composé de deux portions : l'une assez étroite, indique l'*accroissement initial* de l'ovocyte et correspond à *tout* le triangle d'accroissement de la spermatogénèse; l'autre, plus élargie, n'ayant pas de correspondant dans la spermatogénèse, indique le *grand accroissement* propre à l'ovocyte.

Chapitre II.

CLASSEMENT DES OPINIONS.

Nous attribuons une certaine importance à l'essai de classification que nous allons faire des nombreuses interprétations qui ont été proposées et nous n'avons pas craint de donner à ce chapitre une grande extension. La confusion qui règne dans la question présente provient en grande partie de ce que, dans la discussion des hypothèses, on rapproche trop souvent les unes des autres, pour leur donner un appui réciproque, des opinions qui ne se touchent que par un point et qui, d'autre part, expliquent des images *identiques* de façons absolument *contradictoires*. C'est pourquoi il importe d'établir des classifications détaillées, à l'effet de mettre en relief les convergences authentiques des interprétations et leurs vraies divergences. Pour atteindre ce but, nous nous sommes imposé le labeur, — très pénible, — de construire plusieurs classifications, les unes embrassant toute l'étendue des cinèses de maturation, les autres n'envisageant que certaines étapes spéciales.

Article I. PREMIÈRE CLASSIFICATION GÉNÉRALE.

En faisant abstraction, pour le moment de certaines opinions toutes spéciales que nous définirons plus utilement dans un paragraphe particulier, et aussi de certaines descriptions incomplètes, nous pouvons ramener *la plus grande majorité* des interprétations à *deux types* : en premier lieu, celles qui comportent une *métacinèse réductrice* (ou métaphase réductrice); en second lieu, celles qui admettent une *prophase réductrice* (1).

Dans le *premier type d'interprétation* (auquel d'ailleurs ne se rallient que des auteurs admettant, d'autre part, la thèse de la persistance autonome des chromosomes), la réduction *effective* du nombre des chromosomes ne se réalise que par l'intervention de l'une des deux métaphases, qui, au lieu de séparer, vers les pôles, des moitiés longitudinales de chromosomes, distribue au contraire aux deux pôles des chromosomes somatiques complets. Elle partage donc les n chromosomes de l'espèce entre les deux pôles, chacun d'eux héritant un groupe de $n/2$ chromosomes. Cette métaphase est donc *réductrice* en ce sens que c'est elle qui *effectue* la réduction numérique

(1) Nous donnerons plus loin une nomenclature mieux appropriée.

et est responsable de la présence du nombre haploïdique[1] dans les éléments de la tétrade reproductrice (ovotides, spermatides, sporotides).

Notons dès maintenant que cette première interprétation générale se présente sous plusieurs grandes modalités. D'abord, à la suite de KORSCHELT (03), on distingue *préréduction* et *postréduction*, suivant que c'est la première métacinèse ou la seconde qui effectue la réduction définitive. De plus, pour la plupart des auteurs, la réduction effective de la métacinèse est préparée par une *pseudo-réduction* [2] prophasique, c'est-à-dire que, à la prophase, les *n* chromosomes somatiques se groupent deux par deux en *n*/2 paires, en *n*/2 « *chromosomes bivalents* », en *n*/2 « *gemini* » [3], destinés à se dissocier en leurs deux éléments par le jeu de l'une des deux métacinèses, ce qui constituera la réduction effective. La réduction se fait donc ainsi en deux actes : une association prophasique des chromosomes somatiques deux par deux (pseudo-réduction), une dissociation métaphasique des « gemini » (réduction véritable). — Pour d'autres auteurs, au contraire, les *n* chromosomes somatiques demeurent isolés et indépendants les uns des autres jusqu'au moment de la métacinèse réductrice et il ne se produit pas de pseudo-réduction prophasique. — HAECKER (04 et 07) a proposé, pour désigner l'association ou conjugaison des chromosomes somatiques, le nom de *syndèse*.

Dans le *second type général d'interprétation* (prophase vraiment réductrice), la réduction numérique se réalise d'une manière effective à la première prophase et ce n'est pas seulement une pseudo-réduction qui s'y produit. Il s'y forme, d'une façon ou d'une autre, *n*/2 chromosomes, qui, aux deux cinèses maturatives, vont se comporter comme des chromosomes somatiques quelconques : ils y subissent une division longitudinale authentique. Si même, ainsi que l'admettent certains auteurs, comme nous le verrons, les *n*/2 chromosomes prophasiques résultent d'une conjugaison de *n* chromosomes somatiques deux par deux, cette association serait, d'après ces mêmes auteurs, définitive : les paires ne se dissocieront plus jamais en leurs deux éléments. Ceux-ci sont fusionnés en une *unité nouvelle* qui se com-

---

(1) On sait que les dénominations très utiles de « haploïdique » et « diploïdique », pour désigner l'étape à nombre réduit de chromosomes et l'étape à nombre normal, ont été créées par STRASBURGER, en 1905. — A vrai dire, l'expression que nous employons dans le texte : « *nombre* haploïdique » contient une redondance. Mais on la rencontre dans beaucoup d'auteurs.

(2) L'expression de « scheinbare Reduktion » a été employée par HAECKER en 1892 et l'expression de pseudo-réduction par RUECKERT en 1894.

(3) L'expression très commode de « gemini » a été proposée en 1906 par MOORE et EMBLETON. Nous l'avons adoptée, à notre tour, en 1907. Depuis lors, elle tend à se généraliser.

porte comme un chromosome somatique ordinaire. — Dans ce second type d'interprétation, ce sont donc les phénomènes prophasiques seuls qui sont responsables de la présence, dans les éléments de la tétrade reproductrice, du nombre réduit de chromosomes.

Le nom de *méïose*, proposé par FARMER et MOORE (05) pour désigner l'étape de la réduction numérique, tendant à se généraliser (STRASBURGER, 09), nous pouvons l'appliquer ici et nous distinguerons nos deux grands types sous les noms de : *euméiose métacinétique* ou *métacinèse euméiotique* et *euméiose prophasique* ou *prophase euméiotique*, en désignant par le préfixe *eu* que la réduction dont il s'agit est vraie et définitive, euméiose étant donc opposé à pseudo-réduction ou *pseudoméiose*.

Ayant ainsi caractérisé les deux types généraux d'interprétation, nous pouvons maintenant définir et classer leurs différentes modalités (¹).

§ I. Métacinèse réductrice ou euméiotique

Il faut distinguer ici deux catégories d'opinions : celles qui comportent une pseudo-réduction prophasique et celles qui n'admettent pas semblable phénomène.

1. Euméiose métacinétique sans pseudo-réduction prophasique.

Cette interprétation n'a été proposée que pour quelques objets et cela de deux façons fort différentes. D'abord sous forme de *préréduction* par

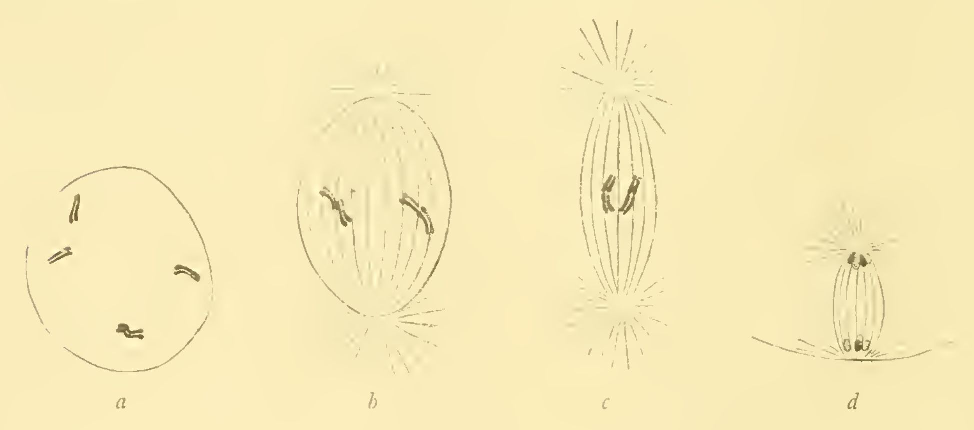


FIG. 42. Première cinèse dans l'*Ophryotrocha puerilis* (KORSCHELT, 95).

HENKING (91) dans le *Pyrrochoris*, et principalement par KORSCHELT, dans l'*Ophryotrocha* (ov.)(²). Le nombre normal, dans cette dernière espèce, serait

(¹) La table des matières présentera une sorte de tableau synoptique des différentes opinions

(²) Les abréviations ov. et sp. désigneront dans la suite : ovogénèse et spermatogénèse.

de 4. La prophase I montrerait quatre chromosomes, FIG. **42**, *a*, longitudinalement divisés, demeurant indépendants les uns des autres jusqu'à la métaphase I. A ce dernier stade, FIG. **42**, *b* et *c*, ils se superposeraient l'un à l'autre deux à deux et les deux paires ainsi formées se dissocieraient par un processus préréducteur, FIG. **42**, *d*, en leurs deux chromosomes composants, lesquels, à la seconde cinèse, achèveraient de subir leur division longitudinale. OETTINGER, dans une note préliminaire (08), adopte ce mode de réduction pour le *Pachyiulus* (sp.).

Dans le *Zoogonus* (ov.), le type non-pseudoréductionnel serait, d'après GOLDSCHMIDT (05 et 08), encore plus accentué, mais il s'y associerait à la *postréduction*. Les 10 chromosomes somatiques, présents durant toute la prophase I, se partageraient longitudinalement à la première cinèse, et ce ne serait qu'à la seconde métaphase que s'effectuerait la réduction numérique, par le partage dicentrique des dix chromosomes en deux groupes de cinq. C'est tout ce processus que GOLDSCHMIDT a appelé le » Primaertypus «, parce qu'il vérifie pour ainsi dire à la lettre le mode de réduction postulé par WEISMANN en 1887.

PRANDL (06) admit, pour un Infusoire, le *Didinium*, une interprétation se rapprochant de celle de GOLDSCHMIDT, et cela pour les deux premières des trois cinèses qui succèdent à la conjugaison et donnent naissance aux noyaux gamétiques. Le » Primaertypus « a été décrit ensuite pour d'autres Protozoaires par POPOFF (08) et ENRIQUÈS (08). De plus, dans une note préliminaire récente, DOWNING adopte ce type pour l'ovogénèse de *Hydra* (09).

2. Euméiose métacinétique avec prophase pseudoréductionnelle.

Ici se rangent le *plus grand nombre des descriptions*. Mais elles présentent une extrême diversité. Nous les classerons non pas simplement d'après qu'elles concluent à la préréduction ou à la postréduction, mais plutôt en tenant compte de la constitution qu'elles supposent pour les chromosomes diacinétiques. Cette manière de groupement aura l'avantage de faire ressortir comment des interprétations fort divergentes ont été proposées pour des images identiques et ainsi de mettre en lumière les affinités et les discordances réelles entre les diverses opinions.

Nous placerons dans un premier groupe les descriptions qui se rapportent aux chromosomes[1] qui sont simplement *à deux branches*, c'est-à-dire

[1] Nous disons : « se rapportant aux chromosomes » et non pas : « se rapportant aux objets », parce que, comme nous le verrons, un même objet peut montrer diverses formes de chromosomes.

ceux qui, étant *nettement* formés de deux branches parallèles, croisées ou entrelacées ou même divergentes, ne montrent, d'autre part, dans leurs branches, *aucune fente transversale* ou aucune disposition que l'on pourrait, à première vue, interpréter comme une fente transversale. Dans un second groupe, nous rangerons les interprétations se rapportant à des chromosomes ayant, d'une façon ou d'une autre, la forme de *tétrades*, c'est-à-dire montrant ou paraissant montrer une fente transversale en même temps qu'une fente longitudinale.

Notons dès maintenant que les divergences entre les interprétations que nous allons définir se rapportent aux deux grandes périodes que nous avons distinguées dans les cinèses de maturation : elles concernent, d'une part, la façon dont s'opère, à la prophase, la *pseudo-réduction* et, de l'autre, le *mécanisme des deux cinèses elles-mêmes.*

A. Chromosomes a deux branches.

1. *Préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction parasyndétique ou métasyndétique.*

C'est dans cette catégorie que nous rencontrons le plus grand nombre d'auteurs à l'heure actuelle.

Tous les cytologistes qui admettent le schéma hétérohoméotypique, tel que nous l'avons défini plus haut, et qui, d'autre part, ont étudié la prophase, admettent en outre, sauf Meves, Duesberg, Fick, Vejdovsky, la préréduction avec pseudo réduction prophasique. Ils considèrent en effet les *deux branches* de chacun des chromosomes diacinétiques comme représentant deux chromosomes somatiques complets qui, pendant la prophase, se sont conjugués par un processus pseudoréductionnel, de façon à former des «gemini» (les «chromosomes» diacinétiques) : la première métacinèse, dissociant ces gemini, d'après le schéma hétérohoméotypique, en leurs deux chromosomes constituants, effectue réellement la réduction et est donc euméiotique; la seconde cinèse, achevant la division longitudinale des chromosomes-filles I, est équationnelle. Cette interprétation s'allie d'ailleurs, chez tous ceux qui l'adoptent, avec l'admission de la persistance autonome des chromosomes.

Nous rencontrons ici tous les auteurs botanistes, sauf Sykes, Lubimenko et Maige et, de plus, de nombreux embryologistes et zoologistes. Seulement les auteurs se séparent en *deux grandes catégories* d'après l'in-

terprétation qu'ils adoptent concernant la *genèse des „gemini“*, c'est-à-dire concernant le point de savoir comment s'effectue la pseudo-réduction prophasique, comment se réalise la conjugaison ou *syndèse* des chromosomes somatiques.

On caractérise souvent les deux grandes opinions qu'il y a à distinguer ici en disant que, d'après l'une d'elles, les chromosomes sont conjugués *bout à bout* (conjugaison *„end to end“* de MONTGOMERY, *métasyndèse* de HAECKER), tandis que, d'après l'autre opinion, l'association des chromosomes serait longitudinale ou *parallèle (parasyndèse* de HAECKER). Cette manière de définir les deux interprétations en présence est exacte, mais à une condition, c'est que les expressions : « end to end » et « parallèle » soient employées pour désigner la façon dont les chromosomes conjugués sont associés, non pas à n'importe quel moment de la prophase, mais *dans le spirème épais, dans les anses pachytènes.* Le point fondamental de divergence entre les deux interprétations gît en effet en ce que, d'après l'une d'elles, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques aboutés (métasyndèse), tandis que, pour l'autre, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques appariés suivant leur longueur (parasyndèse). C'est de cette divergence fondamentale que résulte la discordance des deux interprétations concernant l'origine des deux branches diacinétiques, ainsi que nous allons le voir en détail.

a. Dans la première interprétation *(pseudo-réduction métasyndétique)*, on admet que le spirème épais, FIG. 43, *c*, prend naissance essentiellement comme un spirème de cinèse somatique, c'est-à-dire, dans le cas présent, par le simple épaississement des anses leptotènes, FIG. 43, *a* et *b*. Le spirème, que nos auteurs tiennent généralement pour continu, est constitué de chromosomes aboutés, FIG. 43, *c*. Il se dédouble bientôt longitudinalement par un

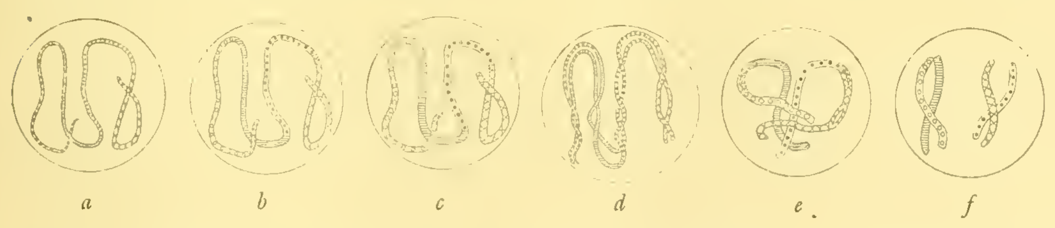


FIG. 43. Schéma de la pseudo-réduction métasyndétique (repliement). Les *n* chromosomes somatiques (ici au nombre de 4) sont représentés par une figuration différente.

clivage authentique et passe ainsi à la forme de strepsinéma, FIG. 43, *d*. Mais ce ne sont pas les deux moitiés résultant de ce clivage qui vont devenir

les deux branches des chromosomes diacinétiques, FIG. 43, *f*. Celles-ci ont une autre origine : le spirème dédoublé ne tarde pas à se segmenter transversalement en $n/2$ tronçons, FIG. 43, *e*, formés chacun de deux chromosomes somatiques aboutés ; en même temps, ces tronçons se replient en forme d'anses plus ou moins orientées par rapport au centre du noyau (*seconde contraction*); puis, le repliement s'accentuant, les deux branches de chaque anse, — c'est-à-dire les deux chromosomes somatiques aboutés, — se rabattent l'une sur l'autre, du moins généralement, arrivent à être parallèles ou même à s'entrelacer, FIG. 43, *f*, et deviennent ainsi les deux branches des gemini diacinétiques. Pendant ce temps, la fente longitudinale peut s'oblitérer plus ou moins ; souvent elle s'oblitère complètement, FIG. 43, *e* et *f*; de plus, une fente transversale se produit généralement au point où les deux chromosomes somatiques sont aboutés, c'est-à-dire au sommet de l'anse repliée, FIG. 43, *f*.

La première cinèse, en séparant les deux branches chromosomiques, — d'après le schéma hétérohoméotypique, — sépare donc en réalité des chromosomes somatiques entiers : elle opère la réduction ; quant à la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles, elle n'est autre chose que la fente qui avait apparu *dans le spirème épais*, FIG. 43, *c*, pour s'oblitérer ensuite durant les derniers stades de la prophase.

Ajoutons que certains auteurs font remonter jusqu'à la dernière télophase goniale l'aboutement des chromosomes, qui effectue la pseudo-réduction. Ce serait alors que les chromosomes-filles de la dernière cinèse goniale s'uniraient deux à deux „end to end".

b. D'après une seconde hypothèse (*pseudo réduction parasyndétique* ou *zygoténique*), les anses pachytènes ne résultent pas simplement du raccourcissement et de l'épaississement des filaments leptotènes. Entre le stade leptotène, FIG. 44, *a*, et le stade pachytène, FIG. 44, *c*, s'intercale une étape importante, celle des noyaux zygotènes ou du *zygonema*, FIG. 44, *b*, pendant laquelle les *n* filaments minces, représentant chacun un chromosome somatique, s'associent deux par deux, en se plaçant parallèlement l'un à l'autre et en s'entrelaçant plus ou moins notablement. C'est ainsi que prennent naissance les $n/2$ anses pachytènes, FIG. 44, *c*. Dans ces dernières, les filaments chromosomiques sont étroitement rapprochés, au point de faire parfois paraître indivises les anses épaisses elles-mêmes ; certains auteurs pensent même qu'il se produit une fusion temporaire des filaments associés. Plus

tard, lorsque les anses pachytènes subissent le „dédoublement longitudinal“, ce sont les deux filaments conjugués qui reparaissent nettement distincts et ainsi se forment les anses strepsitènes, FIG. 44, *d*. Dans cette hypothèse donc, et c'est là ce qui la distingue de la précédente, les anses pachytènes bivalentes sont formées de deux chromosomes non pas aboutés, mais juxtaposés et entrelacés, et la fente de dédoublement longitudinal n'est pas un authentique clivage longitudinal, mais la réapparition des deux chromosomes somatiques conjugués.

Dans la suite de la prophase, il ne se produit pas de repliement des anses dédoublées, mais les deux filaments constituants de chaque geminus

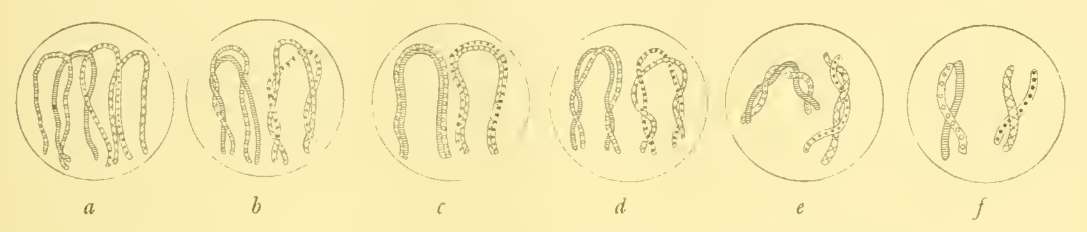


FIG. 44. Schéma de la pseudo-réduction parasyndétique ou zygoténique.

strepsinématique deviennent, simplement en se raccourcissant, FIG. 44, *e*, les deux branches des gemini diacinétiques, FIG. 44, *f*.

La première cinèse, en séparant ces deux branches, d'après le schéma hétérohoméotypique, sépare donc les „moitiés“ du dédoublement longitudinal, c'est-à-dire, en réalité, les deux chromosomes somatiques qui s'étaient temporairement associés au stade zygotène. C'est ainsi qu'elle opère la réduction. La division longitudinale anaphasique des „chromosomes-filles I“, contrairement à la première interprétation, est tout à fait distincte du dédoublement longitudinal des anses pachytènes. Elle se trouve d'ailleurs assez souvent amorcée, dès la prophase, dans les deux branches de chaque geminus.

Pour caractériser les deux grandes interprétations que nous venons de définir, il faut donc dire que la première admet une préréduction hétérohoméotypique, avec pseudo réduction par formation d'*anses pachytènes métasyndétiques*, tandis que la seconde admet une préréduction hétérohoméotypique, avec pseudo-réduction par formation d'*anses pachytènes parasyndétiques*. C'est ce sens précis que nous donnerons dans l'avenir aux expressions abrégées : *pseudo-réduction métasyndétique* et *pseudo-réduction parasyndétique*.

On pourrait aussi, avec Wilson (09), parler de parasynapsis (parasyndèse) et télosynapsis (métasyndèse), en rendant, avec Mac Clung et Wilson, son sens primitif au mot synapsis. Mais, pour éviter les confusions qui pourraient en résulter, nous préférons adopter la nouvelle dénomination de Haecker, qui ne prête à aucune transposition de signification.

L'expression de « théorie du repliement », appliquée par Strasburger à l'interprétation métasyndétiste, est aussi très utile. Car elle indique bien l'origine des deux branches diacinétiques; mais il est bon de préciser la portée du repliement en disant : repliement métasyndétique. Nous trouvons aussi des avantages à l'expression de *pseudo réduction par zygoténie*, que nous avons proposée (07) pour désigner l'interprétation parasyndétiste : cette dénomination, en effet, fait résider tout le secret de la pseudo-réduction dans le stade zygotène ou conjugaison de *filaments minces*; or, c'est là ce qui est nié par tous les métasyndétistes. L'expression de zygoténie ne prête donc à aucune ambiguité : nous l'emploierons souvent.

Telles sont pour les chromosomes à deux branches les deux grandes interprétations de préréduction hétérohoméotypique précédée de pseudo-réduction. Nous allons rappeler maintenant pour quels objets et par quels auteurs elles ont été proposées.

L'hypothèse d'un « *repliement métasyndétique* », suivi d'une préréduction, a été, pensons-nous, proposée la première fois par Schaffner en 1897 pour le *Lilium philadelphicum*, — et ensuite pour l'*Erythronium* (01), — mais l'auteur n'admettait pas alors complètement le schéma hétérohoméotypique pour les stades qui suivent la métaphase I [1].

D'autre part, Montgomery avait, en 1898, 1900 et 1901, admis la pseudo-réduction par conjugaison bout à bout des chromosomes somatiques, s'opérant même dès la fin de la dernière télophase goniale, et s'était rallié à la préréduction, mais l'auteur n'avait pas établi non plus, pour le reste des cinèses, le schéma hétérohoméotypique. De plus, Montgomery n'avait pas étudié, au point de vue du *repliement*, les phénomènes de la prophase hétérotypique.

C'est en 1903 que, simultanément, Farmer et Moore, pour divers objets animaux (sp.) et végétaux, et Montgomery, pour les Batraciens (sp.), propo-

---

[1] Mottier (97 et 97) ainsi que Strasburger et Mottier (98) ont, pendant quelque temps, admis l'hypothèse du repliement pour expliquer l'origine des deux branches des chromosomes diacinétiques, mais les auteurs admettaient d'autre part l'insertion juxtaposée des deux branches à la métaphase I.

sèrent complètement l'hypothèse d'un repliement métasyndétique subi par les anses prophasiques, en l'unissant au schéma hétérohoméotypique parfait (¹).

Depuis lors, cette interprétation a été proposée à nouveau par Farmer et Moore (05) pour divers objets végétaux et animaux (sp.), par Montgomery (04, 05, 06) pour les Orthoptères, les Hémiptères et les Arachnides (sp.), Farmer et Shove (05) pour le *Tradescantia*, Gregory (04) pour les Fougères, Williams (04) pour le *Dictyota*, Mottier (05, 07 et 09) pour le pollen et le sac embryonnaire des Angiospermes, son élève Lewis (08) pour les Gymnospermes, Moore et Embleton (06) pour les Batraciens (sp.), Moore et Walker (06) pour les Mammifères (sp.), Griggs (06) pour l'*Ascaris* (ov.), Schaffner (06, 09) pour diverses plantes, Zweiger (06) pour le *Forficula* (sp.), Wassilieff (07) pour la Blatte (sp)), Jordan (08) pour l'*Aplopus* (sp), M. Wilson (09), avec des réserves, pour le *Mnium hornum*, Arnold (08) pour l'*Hydrophilus piceus* (sp.), H. S. Davis (08) pour divers Orthoptères (sp.).

Les auteurs que nous venons de citer admettent tous un *repliement* d'anses métasyndétiques longitudinalement dédoublées, amenant la formation des deux branches diacinétiques. Mais nous devons placer ici aussi certaines interprétations qui, sans admettre un repliement semblable, comportent cependant une métasyndèse pseudoréductionnelle suivie d'une préréduction hétérohoméotypique.

C'est d'abord la description de Juel pour diverses Composées (05) et pour le *Saxifraga* (07). C'est le strepsinema lui-même que l'auteur, reprenant une interprétation de Dixon (01), explique par une conjugaison et un entrelacement de tronçons pachytènes. Aussi, se séparant en cela des métasyndétistes précédemment cités, il admet que c'est par un simple raccourcissement et épaississement que les anses strepsitènes deviennent les chromosomes diacinétiques.



Fig. 45. Apparition des chromosomes dans un spirème continu, chez *Œnothera* (Gates, 08).

Il faut encore mentionner ici les interprétations connexes de King (07) pour le *Bufo lentiginosus* (sp.), de Gates (08 et 09) pour l'*Œnothera rubrinervis*, de Geerts (08) pour l'*Œnothera Lamarckiana*, de Yamanouchi (09) pour le *Fucus*. Un spirème continu, ne montrant aucun dédoublement longitudinal ou seulement des indices de ce phénomène, apparaitrait, à un moment donné, constitué de *n* chromosomes enfilés, fig. **45**, puis

(¹) Mac Clung (00 et 02), Sutton (02) avaient, avant cela, décrit dans les orthoptères un repliement métasyndétique, mais en admettant d'autre part une interprétation postréductionnelle.

se tronçonnant en $n/2$ segments formés chacun de deux chromosomes aboutés, donnerait les $n/2$ gemini diacinétiques.

Nous devons mentionner encore l'interprétation de SCHOCKAERT (02) pour le *Thysanozoon* (ov.), l'auteur admettant le schéma hétérohoméotypique et en même temps un repliement métasyndétique. Seulement ce dernier phénomène serait localisé, d'après l'auteur, à la fin de l'accroissement de l'ovocyte et, d'autre part, SCHOCKAERT n'a pas étudié la prophase synaptique [1].

L'hypothèse d'un *appariement parallèle de deux filaments minces* s'unissant en une anse pachytène et reparaissant ensuite dans les anses diplotènes a été proposée la première fois par WINIWARTER (00) comme l'explication la plus probable des aspects synaptiques dans l'ovogénèse du Lapin et de l'Homme. Seulement l'auteur n'a étudié les chromosomes que jusqu'au stade dictyé et par conséquent n'émet aucun avis ni sur les relations entre les chromosomes diplotènes et les chromosomes diacinétiques, ni sur la nature des cinèses de maturation [2].

C'est en 1904 que deux groupes d'auteurs, GRÉGOIRE (04) et BERGHS (04) d'un côté, pour les végétaux et, d'autre part, A. et K. E. SCHREINER (04 et 05) pour les animaux (sp.), simultanément et indépendamment l'un de l'autre, admirent définitivement la *parasyndèse pseudoréductionnelle* et en même temps la *préréduction hétérohoméotypique*. Cependant, il y a une différence entre les deux descriptions. Nous-même et notre élève J. BERGHS avons, dès lors, proposé sans hésitation le type de préréduction hétérohoméotypique avec parasyndèse pseudoméiotique, tel que nous l'avons exposé plus haut, c'est-à-dire en admettant que ce sont les deux filaments conjugués qui reparaissent lors du „dédoublement longitudinal", que ce sont eux qui, en se raccourcissant, deviennent les branches des gemini diacinétiques, qu'enfin ce sont ces branches elles-mêmes qui se séparent à la première cinèse, pour suivre ensuite toute l'évolution hétérohoméotypique. Les SCHREINER, après avoir admis sans réserve, dans leur note préliminaire, toute cette même interprétation, reconnaissent au contraire, dans leur travail définitif, n'avoir pu constater d'une façon certaine l'insertion superposée des branches chromosomiques au premier fuseau : aussi ne peuvent-ils

---

(1) Nous prions le lecteur de ne pas perdre de vue que nous ne mentionnons ici, comme métasyndétistes, que les auteurs admettant d'autre part la préréduction hétérohoméotypique et que nous ne nous occupons pour le moment que des chromosomes à deux branches.

(2) Il faut noter dès maintenant que, dans un mémoire publié récemment (09) en collaboration avec SAINMONT, WINIWARTER change d'avis sur la portée de l'appariement zygoténique.

considérer que comme très probables le schéma hétérohoméotypique et la préréduction. Ils admirent néanmoins bientôt cette interprétation d'une façon définitive pour le *Tomopteris* (06).

En même temps que les travaux des auteurs dont nous venons de parler parut aussi une note de ALLEN (04), suivie bientôt de deux mémoires in extenso (05), sur le *Lilium canadense*. L'auteur y admet aussi sans réserve trois points : une conjugaison parasyndétique; l'identité entre les deux branches diacinétiques et les moitiés du dédoublement longitudinal; le schéma hétérohoméotypique complet. Seulement ALLEN ne peut trancher le point de savoir si, dans les anses pachytènes, les deux filaments associés se fusionnent *définitivement* ou bien s'ils demeurent en réalité indépendants pour reparaître lors du dédoublement longitudinal. Ce n'est que dans cette dernière hypothèse, évidemment, que l'on peut parler de pseudo-réduction et de préréduction. Aussi ALLEN ne se prononce-t-il pas sur le mécanisme de la réduction.

Depuis lors, la pseudo-réduction zygoténique ou parasyndétique [1], ou même le type complet de préréduction hétérohoméotypique avec zygoténie pseudoréductrice ont été décrits à plusieurs reprises dans les objets les plus divers : par nos élèves et par nous-même : BERGHS (04, 05), dans diverses Phanérogames, MARÉCHAL (04, 05, 07), dans des Sélaciens, des Téléostéens, des Tuniciers, l'*Amphioxus* (ov.), LERAT (05), dans le *Cyclops strenuus* (sp. et ov.), GRÉGOIRE et DETON (06), dans l'*Ophryotrocha* (sp.), GRÉGOIRE (07), dans l'*Osmunda* et des Phanérogames, DETON (08), dans le *Thysanozoon* (ov.), DEBAISIEUX (09), dans le *Dytiscus* (ov.), GRÉGOIRE (09), dans le *Zoogonus* (sp. et ov.), MARTINS MANO (09), dans le *Funkia*; — par A. et K. E. SCHREINER (06, 06, 06, 07, 08, 08), dans le *Tomopteris* (sp.), le *Myxine* (sp.), le *Spinax* (sp.), la Salamandre (sp.), l'*Ophryotrocha* (sp. et ov.), l'*Enteroxenos* (ov.), le *Zoogonus* (sp. et ov.); — par ROSENBERG (05, 07, 08, 09 et 09) et son élève LUNDEGARDH (09), dans plusieurs Phanérogames; par JANSSENS (05), dans le *Batracoseps* (sp.) [2], son élève VAN MOLLÉ (07), dans les Mammifères (sp.), et JANSSENS et WILLEMS (08), dans l'*Alytes* (sp.); par STRASBURGER (05, 05, 07, 08, 09) et ses élèves, MIYAKE (05), OVERTON (05), dans de nombreuses plantes; ALLEN (05), dans le *Coleochæte* [3]; — par TISCHLER (06), CARDIFF (06), PACE (07), NOREN (07), dans les Phanérogames;

---

(1) Nous verrons plus loin que certains auteurs admettent une zygoténie non pseudoréductionnelle.

(2) L'auteur a, tout récemment (09), proposé pour les Batraciens une modification synmixique du schéma hétérohoméotypique. Nous y reviendrons dans l'Appendice.

(3) Avec les mêmes réserves que plus haut.

Schleip (06 et 07) dans les Planaires (sp. et ov.); Yamanouchi (07, 08), dans le *Polysiphonia* et le *Nephrodium*; Henderson (07), dans le *Dytiscus* (sp.); Lagerberg (06, 09), dans l'*Adoxa;* Trinci (08), dans l'*Anguis* (ov.); Overton (09) dans diverses Dicotylées. Outre cela, Levi (06), pour les Batraciens (ov.), Cerruti (06), pour les Sélaciens (ov.), se montrent favorables à la zygoténie.

2. *Postréduction après repliement métasyndétique.*

La postréduction pour des chromosomes à deux branches a été proposée sous deux modalités : l'une d'elles rentrera mieux dans le chapitre des tétrades; ici nous n'avons à mentionner que l'interprétation de MacClung (00, 02, 05), de ses élèves Robertson (08) et Pinney (08), et de Sutton (02), pour la spermatogénèse de divers Orthoptères. Ces auteurs, d'accord en cela avec les métasyndétistes dont nous venons de parler, expliquent par un repliement des anses longitudinalement divisées l'origine des deux branches diacinétiques, fig. 43, *c*, *d*, *e*. Seulement ils rejettent le schéma hétéro-homéotypique : les branches, d'après eux, ne s'insèrent pas en superposition, fig. 46, *e*, *f*, mais en juxtaposition, fig. 46, *b*; cela entraîne la séparation, vers les pôles, des moitiés longitudinales, fig. 46, *c*, *d*, formées elles-mêmes de deux branches : c'est la seconde cinèse qui, en séparant dans chaque chromosome-fille I les deux branches aboutées, opère en réalité la réduction et est par conséquent euméiotique.

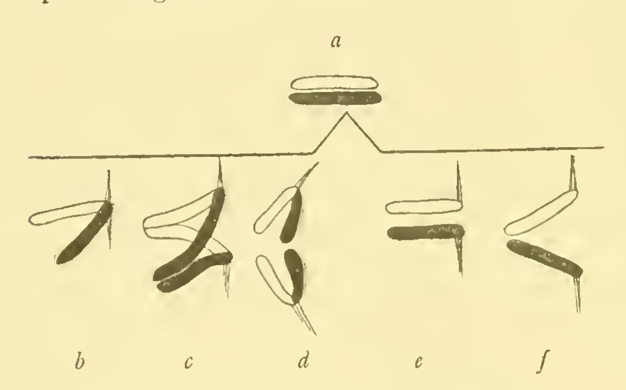


Fig. 46. Schémas de l'insertion « en juxtaposition » (*b*, *c*, *d*) et de l'insertion « en superposition » (*e*, *f*). En *a*, le « chromosome définitif ».

Belajeff (94 et 98), sans avoir étudié la prophase, a admis une interprétation semblable pour les végétaux.

3. *Parasyndèse suivie de repliement non métasyndétique.*

Il nous reste à mentionner une interprétation toute spéciale proposée par Sykes (08) seule, pour le *Funkia* et qui, au point de vue de l'explication des aspects, représente un compromis entre les diverses façons de penser que nous avons rappelées jusqu'ici. Les anses pachytènes prennent naissance par parasyndèse et ce sont les deux filaments conjugués qui repa-

raissent lors du dédoublement longitudinal; d'autre part, les anses dédoublées subissent un repliement qui donne origine aux deux branches des chromosomes diacinétiques. Enfin, ce ne sont pas les branches chromosomiques qui se séparent à la première cinèse, mais, grâce à une insertion juxtaposée, la première métaphase dissocie les moitiés longitudinales de chaque branche. Ces moitiés longitudinales n'étant pas autre chose que les deux filaments chromosomiques associés, il en résulte que la première cinèse est réductrice, mais d'une façon toute différente du mode de préréduction hétérohoméotypique. — En ce qui concerne l'histoire ultérieure des cinèses, l'auteur décrit une division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I, et la séparation des moitiés longitudinales par le jeu de la seconde métaphase.

B. Chromosomes en tétrades.

Nous avons déjà vu plus haut qu'il est nécessaire de distinguer dans les descriptions trois types de tétrades : les tétrades de l'*Ascaris megalocephala*, les tétrades bâtonnets, les tétrades-croix.

a. *Tétrades-bâtonnets.*

Il faut ici distinguer des descriptions postréductionnelles et des descriptions préréductionnelles.

1. *Postréduction.*

C'est pour des chromosomes de ce genre que la postréduction a été la première fois proposée par Rueckert (93, 94), par Haecker (95) et vom Rath (95) pour l'ovogénèse des Copépodes et par vom Rath pour la spermatogénèse des Insectes.

D'après ces auteurs, les tétrades se forment de la façon suivante : le spirème épais, d'abord continu, se divise longitudinalement, puis se segmente non pas en n chromosomes comme dans une cinèse somatique, mais en $n/2$ chromosomes. Ce sont les moitiés longitudinales qui, par raccourcissement, arrivent à constituer les deux branches diacinétiques; seulement celles-ci montrent bientôt en leur milieu une fente transversale, fig. **11** et fig. **47**, qui trahit la bivalence des chromosomes et correspond au point de jonction de deux chromosomes somatiques, bout à bout. La première mé-

taphase sépare, dans chaque chromosome, les deux branches parallèles, FIG. **47** et **48**, c'est-à-dire les moitiés longitudinales (cinèse équationnelle) et, à la seconde cinèse, chaque chromosome-fille I se dédouble suivant sa fente transversale en ses deux chromosomes univalents composants (cinèse réductionnelle), FIG. **49** et **50**. La grande simplicité de cette interprétation et l'apparente netteté des images qui l'appuyaient lui firent une fortune rapide, d'autant plus qu'elle cadrait parfaitement avec les conceptions théoriques de WEISMANN et que d'autre, part, on ne pouvait lui opposer alors que les observations encore incomplètes de FLEMMING sur la Salamandre et les descriptions discordantes de cet objet spécialement difficile qu'est l'*Ascaris*.

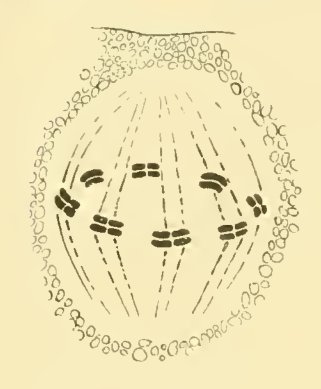


FIG. 47. Métaphase I dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 93 et 94).

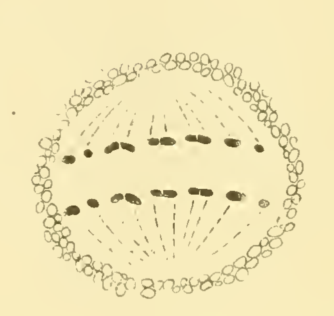


FIG. 48. Anaphase I dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 93 et 94).

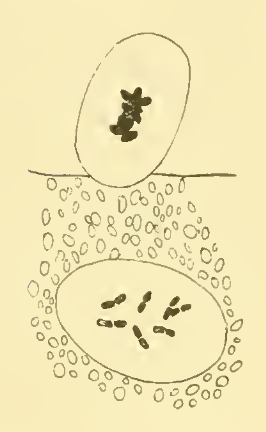


FIG. 49. Chromosomes prophasiques II dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 94).

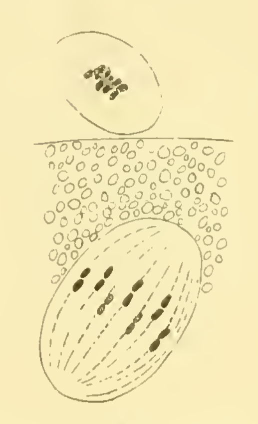


FIG. 50. Métaphase II dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 94).

Depuis lors, cette interprétation a passé par une période de déclin et c'est la préréduction qui a conquis la faveur. RUECKERT n'a d'ailleurs plus écrit sur la question actuelle depuis 1894; VOM RATH a été enlevé à la science en 1898; HAECKER a, en 1896, proposé pour le *Cyclops brevicornis* une interprétation nouvelle, qu'il maintient dans ses travaux ultérieurs. D'autre part, LERAT (04 et 05) a décrit, dans le *Cyclops strenuus*, le schéma hétérohoméotypique et même la zygoténie et, en ce qui concerne le premier point, il a été confirmé par MATSCHEK (09), un élève de HÆCKER.

Néanmoins, l'interprétation de RUECKERT a été reprise récemment par POPOFF (07), pour la *Paludina* (ov.), bien que cet auteur n'ait pas observé

les cinèses au delà de la métaphase I. POPOFF retrouve dans son objet tous les stades de l'étape synaptique, sauf les noyaux zygotènes : il décrit, au milieu des anses pachytènes elles-mêmes, dédoublées longitudinalement, l'apparition d'une fente transversale qui les transforme en tétrades. Seulement, l'auteur considère l'étape synaptique comme une caryocinèse avortée, précédant le grand accroissement de l'ovocyte. Après cet accroissement apparaissent, l'auteur ne dit pas comment, des chromosomes nouveaux, eux-mêmes en forme de tétrades-bâtonnets. A l'équateur du fuseau, les tétrades se placent de façon à se dissocier suivant leur fente longitudinale.

2. *Préréduction avec tétrades-bâtonnets.*

GOLDSCHMIDT (08), dans le *Dicrocœlium* (ov.), décrit, comme POPOFF, une fente transversale dans les anses dédoublées, FIG. 51. En se raccourcissant, les chromosomes deviennent des tétrades, FIG. 52. Celles-ci, à la première cinèse, FIG. 52, se dissocient suivant leur fente transversale (préréduction), tandis que la seconde cinèse (équationnelle) sépare les moitiés longitudinales.



FIG. 51. Fente transversale dans les anses dédoublées chez le *Dicrocœlium* (GOLDSCHMIDT, 08).

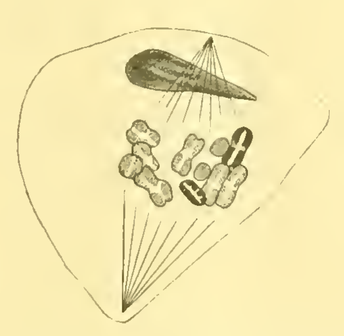


FIG. 52. Tétrades à la métaphase I dans le *Dicrocœlium* (GOLDSCHMIDT, 08).

3. *Réduction par division transversale.*

Il faut rapprocher des interprétations de cette catégorie certaines descriptions, en partie anciennes, qui supposent des chromosomes non constitués en tétrades-bâtonnets, mais se comportant en réalité comme ces dernières, d'après l'une ou l'autre des deux interprétations que nous venons de rappeler. Elles admettent, en effet, que les chromosomes, composés simplement de deux branches issues d'une division longitudinale, subissent à l'une des cinèses une division transversale réductrice.

Telle est l'interprétation préréductionniste de DUBLIN (05) pour le *Pedicellina* (sp. et ov.), de HOLMGREN (01) pour les Coléoptères (sp.), de GEROULD (07) pour le *Phascolosoma* (ov.) : les deux branches de chaque chro-

mosome se coucheraient sur le fuseau de la première figure parallèlement au grand axe de celle-ci et y subiraient une division transversale médiane, séparant deux chromosomes somatiques qui, à la dernière télophase goniale (non suivie de repos), se seraient placés bout à bout. La seconde cinèse séparerait les moitiés longitudinales. Ce serait donc un type de préréduction.

Telle est encore l'interprétation postréductionniste de VAN DER STRICHT (98) pour le *Thysanozoon* (ov.), de GRIFFIN (99) pour le *Zyrphæa* (ov.) et le *Thalassema* (ov.), admettant que la première cinèse sépare, dans chaque chromosome, les moitiés longitudinales, mais que celles-ci subissent à la IIe une division transversale.

B. *Tétrades-croix.*

Nous avons déjà dit plus haut, — et nous aurons l'occasion de le montrer, — que ces chromosomes ne sont en réalité que des chromosomes à deux branches longitudinalement divisées, mais présentant trois caractères spéciaux ou, mieux, spécialement accentués : une grande divergence des deux branches par une de leurs extrémités, une grande précocité de leur division longitudinale, une dissociation des deux moitiés dans chacune des deux branches au niveau où celles-ci sont en contact (comparer FIG. **53**, *c* avec FIG. **53**, *d*; ou FIG. **54**, *d* avec FIG. **54**, *e*). Cela étant, on comprendra que nous retrouvions ici les principales modalités d'opinion que nous avons définies pour les chromosomes ordinaires à deux branches.

1. *Préréduction hétérohoméotypique. — Métasyndèse ou parasyndèse.*

Ici encore, c'est le type préréductionnel hétérohoméotypique qui a rallié le plus grand nombre d'auteurs. Ceux-ci admettent que la première cinèse dissocie les tétrades au niveau de leur fente transversale. Étant donné que, d'autre part, ils considèrent cette fente transversale comme située au point de rencontre de deux chromosomes somatiques longitudinalement divisés, il en résulte qu'ils admettent une première cinèse réductionnelle; la seconde cinèse, au contraire, divisant les chromosomes suivant leur fente longitudinale, est équationnelle. On voit que cette interprétation n'est autre chose que le schéma de la préréduction hétérohoméotypique; on pourrait même dire que les caractères de ce schéma se montrent ici d'une façon plus accentuée que dans les chromosomes à deux branches,

précisément en raison de la grande indépendance des deux branches elles-mêmes et ensuite en raison de la plus forte accentuation, dès la prophase, de la division longitudinale des deux branches, préparatoire de la seconde cinèse.

Seulement, nous retrouvons ici les deux modalités d'opinion déjà signalées plus haut à propos de la préréduction hétérohoméotypique dans le cas de chromosomes à deux branches : le type de métasyndèse et celui de parasyndèse zygoténique.

D'un côté, Paulmier (99) pour l'*Anasa* (sp.), Foot et Strobell (05, 07) pour l'*Allolobophora* (ov.) et pour l'*Anasa* (sp.), Struckmann (05) pour le *Strongylus* (sp. et ov.), Lefevre et Mac Gill (08) pour l'*Anax Junius* et l'*Anasa* (sp.), expliquent simplement les tétrades-croix par une métasyndèse non suivie de repliement [1]. D'après eux, chaque anse pachytène est formée de deux chromosomes somatiques placés bout à bout (métasyndèse), fig. 33, *c*; le « dédoublement longitudinal » subi par ces anses est une authentique division longitudinale, fig. 53, *a*; dans la suite, chaque anse, se fend transversalement en son milieu, au point de jonction des deux chromosomes somatiques, fig. 53, *b*; alors, au niveau de jonction des chromosomes aboutés, on voit les moitiés longitudinales de chacun d'eux se dissocier plus ou moins de façon à prendre la forme de croix, fig. 53, *c*. Par conséquent, deux traits peuvent définir les tétrades-croix dans cette interprétation : d'abord, les deux moitiés de la croix qui sont séparées par la fente transversale, fig. 53, *c*, représentent deux moitiés transversales de l'anse pachytène; ensuite, la fente longitudinale de chacune de ces moitiés transversales n'est pas autre chose que la fente du dédoublement longitudinal. On voit donc que, à part la persistance très nette de la division longitudinale, cette description n'est pas autre chose au fond que la métasyndèse telle qu'elle a été proposée, pour les chromo-

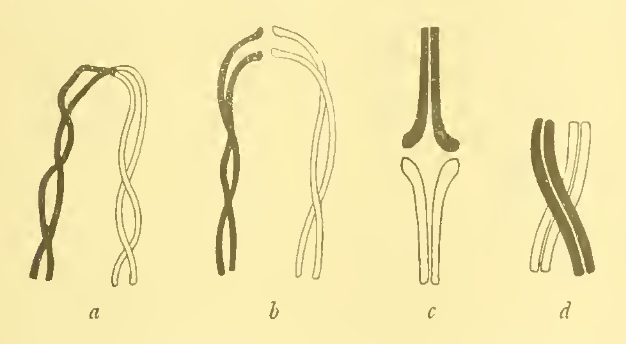


Fig. 53. Schéma de l'interprétation métasyndétique des tétrades-croix.

[1] Cette interprétation semble aussi être adoptée par plusieurs auteurs qui n'ont étudié les cinèses de maturation qu'au point de vue des hétérochromosomes, sans analyser spécialement les phénomènes prophasiques (Stevens, Boring et d'autres). Wilson (09) laisse la question en suspens.

somes à deux branches, par FARMER et MOORE, MONTGOMERY et d'autres. Si les deux bras de l'anse, FIG. 53, *b*, au lieu de se redresser, s'étaient entrelacés, le résultat aurait été un chromosome ordinaire à deux branches, FIG. 53, *d*.

Au contraire, dans le *Tomopteris* et l'*Ophryotrocha*, les SCHREINER (06, 06) proposent pour les tétrades-croix une pseudo-réduction zygoténique identique à celle qu'ils admettent pour les chromosomes à deux branches de ces mêmes animaux. Dans un cas comme dans l'autre, les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal, FIG. 54, *a*, se raccourcissent, FIG. 54, *b*, sans subir de repliement. Si l'anse doit devenir un chromosome simplement à deux branches, les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal achèvent de se raccourcir et de s'épaissir tout en se maintenant entrelacées, FIG. 54, *e*, et en même temps elles pourront subir une division longitudinale, FIG. 54, *e*; si, au contraire, l'anse dédoublée doit donner une tétrade-croix, les

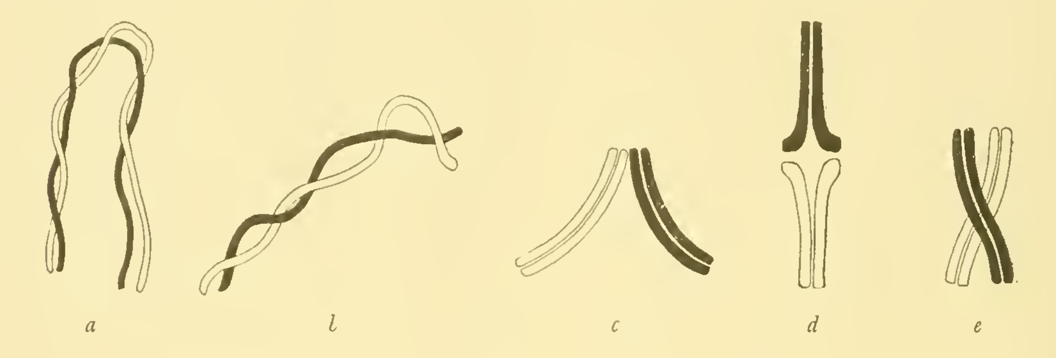


FIG. 54. Schéma de la formation des tétrades-croix sans métasyndèse.

deux branches, tout en se raccourcissant, subissent une division longitudinale et de plus, au lieu de demeurer plus ou moins juxtaposées, elles divergent l'une de l'autre par une extrémité, FIG. 54, *c*, jusqu'à se trouver sur le prolongement l'une de l'autre, FIG. 54, *d*; en même temps, les moitiés longitudinales s'écartent plus ou moins l'une de l'autre dans chacune des branches au niveau où celles-ci se joignent, FIG. 54, *d*. Les chromosomes à « chaton », FIG. 9, *b* et *h*, seront d'ailleurs un intermédiaire entre les chromosomes à deux branches et les tétrades-croix.

Dans cette interprétation, les tétrades-croix se définissent donc par deux caractères opposés à ceux que comporte l'interprétation métasyndétiste : d'abord, les deux moitiés de la croix séparées par la fente transversale, FIG. 54, *d*, ne sont pas des tronçons transversaux d'une anse pachytène, mais bien le résultat du « dédoublement longitudinal » lui-même; ensuite,

la fente longitudinale de chacune des branches n'est pas la fente du dédoublement longitudinal, mais une division longitudinale nouvelle subie par les « moitiés » du dédoublement longitudinal.

Cela étant, comme, d'autre part, les SCHREINER admettent une origine parasyndétique pseudoréductionnelle des anses pachytènes et strepsitènes, FIG. 54, *a*, il en résulte qu'ils considèrent chacune des moitiés transversales de la croix comme correspondant à un chromosome somatique.

2. *Postréduction après métasyndèse.*

Il faut rappeler ici les descriptions, — dont nous avons déjà parlé plus haut, — de MAC CLUNG, de SUTTON, de ROBERTSON, de PINNEY, pour les Orthoptères. Les auteurs, en effet, décrivent, à côté de chromosomes à deux branches longitudinalement divisées, des chromosomes en tétrades-croix, FIG. 8, 9, 10. Ils admettent pour les uns comme pour les autres une origine métasyndétique et expliquent les tétrades-croix de la même façon que PAULMIER, pour les Orthoptères. Seulement, ils admettent, pour les tétrades-croix comme pour les chromosomes à deux branches, une insertion juxtaposée, FIG. 46, amenant par conséquent, à la première cinèse, la séparation des moitiés longitudinales (cinèse équationnelle) et, à la seconde, la séparation des chromosomes conjugués (postréduction).

BLACKMAN (05) s'est rallié à une interprétation identique pour le *Scolopendra* (sp.).

c. *Tétrades de l'Ascaris megalocephala.*

Les tétrades de l'*Ascaris*, on le sait, sont constituées de quatre bâtonnets placés plus ou moins parallèlement, mais dans lesquels cependant, d'après TRETJAKOFF et d'autres, on peut reconnaître deux groupes binaires. D'après les descriptions anciennes, de BOVERI entre autres (87), ces tétrades se dissocient à la métaphase I en deux dyades et celles-ci se dédoublent à la seconde cinèse en leurs éléments. Cette description a été admise par la plupart des auteurs, et ainsi la question de la réduction dans cet animal était ramenée à celle de l'origine et de la valeur des tétrades.

A ce sujet, on a longtemps admis, à la suite des observations de BOVERI et de BRAUER, que les quatre branches proviennent d'une double division longitudinale du spirème qui, d'autre part, prendrait naissance comme un spirème somatique. On admettait donc en réalité une prophase vraiment réductrice (euméiotique) et on tenait les deux cinèses pour équationnelles.

C'est SABASCHNIKOFF (97) qui, le premier, admit une pseudo-réduction, en décrivant que les tétrades se forment par une métasyndèse, par l'association de deux anses longitudinalement dédoublées.

En 1904, BOVERI et MONTGOMERY admirent eux aussi que les tétrades sont formées en réalité de deux chromosomes somatiques conjugués, l'un et l'autre longitudinalement divisés. Seulement, aucun des deux auteurs n'avait étudié à nouveau les phénomènes de la prophase synaptique.

Cette étape fut au contraire examinée par TRETJAKOFF, du moins dans la spermatogénèse (04) et par GRIGGS (06) dans l'ovogénèse.

GRIGGS admet le schéma des descriptions antérieures en ce qui concerne le partage des tétrades au cours des deux cinèses. Durant la prophase, il pense observer clairement une métasyndèse avec repliement. Le réseau, d'après lui, se transforme sans transition en deux anses pachytènes; celles-ci se dédoublent longitudinalement et montrent un strepsinema typique, puis chacune d'elles se replie sur elle-même et donne un chromosome à deux branches longitudinalement divisées, qui est la tétrade. Sans se prononcer définitivement, l'auteur pense que les deux dyades qui se séparent à la première cinèse sont les deux branches du repliement et qu'ainsi la métaphase I est réductrice.

TRETJAKOFF, au contraire, admet, dans la spermatogénèse, une zygoténie pseudoréductionnelle donnant des chromosomes à deux branches. Celles-ci se divisant en long, il en résulterait les tétrades formées de deux groupes binaires conjugués. Seulement, outre cela, l'auteur décrit, pour l'ovogénèse et la spermatogénèse, dans chacun des deux groupes binaires des tétrades définitives, une fente transversale : aussi considère-t-il les tétrades de l'*Ascaris* comme étant, en réalité, des « bi-tétrades ». La première cinèse séparerait, d'après l'auteur, non pas les groupes binaires, mais les « éléments » de chacun de ces groupes (les moitiés longitudinales) et serait équationnelle. La seconde cinèse serait réductionnelle.

En résumé, BOVERI et MONTGOMERY admettent une cinèse réductrice, mais sans avoir étudié la prophase; GRIGGS, ayant observé ce dernier stade, admet une métasyndèse avec repliement et la préréduction hétérohoméotypique, TRETJAKOFF admettant au contraire une parasyndèse, suivie d'une postréduction (1).

(1) La note préliminaire de H. SCHOONJANS (09) n'entre pas en ligne de compte pour le point qui nous occupe : l'auteur a négligé l'étude de l'étape synaptique qui, dans cet objet comme dans tous les autres, précède l'accroissement de l'ovocyte.

§ II. Prophase euméiotique Réduction prophasique vraie.

Les auteurs que nous rangeons ici ont en commun de rejeter toute hypothèse de métacinèse réductrice, d'admettre par conséquent qu'aucune des deux cinèses ne distribue aux pôles des chromosomes complets, mais que toutes deux séparent des moitiés longitudinales authentiques; que c'est donc la prophase I qui est seule responsable de la réduction effective du nombre des chromosomes. Seulement, c'est là tout ce qu'ils ont de commun, car, en ce qui concerne l'explication même de la réduction prophasique, nos auteurs sont séparés en deux groupes absolument opposés.

1. Prophase euméiotique, mais sans véritable processus réducteur.

Fick (07, 08), Meves (07, 08) et, après lui, son élève Duesberg (08, 09) proposent l'interprétation la plus simple ou, si l'on veut, la plus simpliste, se rattachant à l'interprétation proposée autrefois pour l'*Ascaris* par Brauer. D'après eux, la réduction numérique des chromosomes résulte simplement de ce que le spirème du noyau cytaire, — ayant la même origine et la même valeur qu'un spirème somatique quelconque, — au lieu de se couper en n chromosomes, se segmente au contraire en $n/2$ chromosomes seulement.

D'un côté, Fick et Meves rejettent complètement l'hypothèse d'un repliement métasyndétique : ils admettent que les anses longitudinalement dédoublées, fig. 55, *d*, deviennent simplement en se raccourcissant et s'épaississant, fig. 55, *e*, les chromosomes diacinétiques à deux branches,

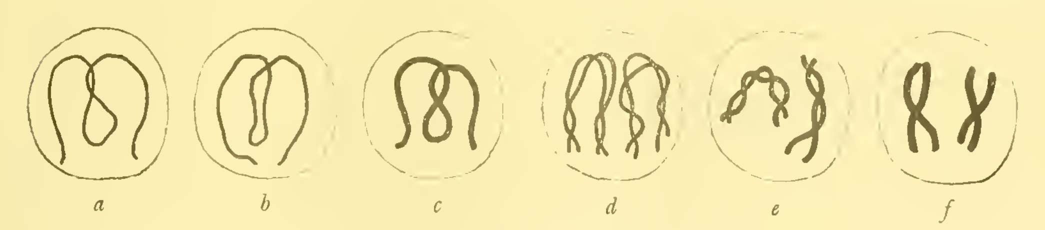


Fig. 55. Schéma de la prophase euméiotique sans zygoténie.

fig. 55, *f*. Mais d'autre part, ils rejettent aussi la zygoténie : ils admettent que les anses pachytènes, fig. 55, *c*, proviennent simplement d'un épaississement graduel des anses leptotènes, fig. 55, *a*, *b*. Il en résulte que le « dédoublement » longitudinal, fig. 55, *d*, est une *division longitudinale* authentique, à mettre sur le même pied qu'une division longitudinale de chromosome somatique et que donc les deux branches des chromosomes

diacinétiques ne représentent en aucune façon des chromosomes somatiques conjugués. — Les chromosomes diacinétiques vont se comporter dans la suite d'après le schéma de l'hétérohoméotypie, que d'ailleurs MEVES a été, parmi les Zoologistes, le premier à formuler complètement.

Dans cette hypothèse, il n'y a donc ni gemini, ni pseudo-réduction, ni métacinèse réductrice : la réduction est définitive dès la prophase, dès la segmentation du spirème.

Il faut d'ailleurs remarquer que cette interprétation se lie, dans la pensée de nos auteurs, avec la négation, vivement soutenue par MEVES, de la persistance autonome des chromosomes. Et c'est pourquoi, à vrai dire, *il n'y a pas lieu*, dans cette interprétation, de parler d'un *processus réducteur* du nombre des chromosomes. Pareille expression suppose en effet la présence préalable d'un nombre *n* de chromosomes dont il faudrait expliquer le passage au nombre $n/2$. Or, dans l'opinion de nos auteurs, le noyau cytaire ne contient pas *des chromosomes* persistants dans un réseau, mais simplement un réseau homogène et parfaitement un. Ce qui distingue donc la prophase hétérotypique d'une prophase somatique, c'est que le *matériel nucléaire*, au lieu de s'organiser en *n* chromosomes, se distribue en $n/2$ chromosomes seulement [1]. C'est tout et c'est là un fait que, d'après MEVES, nous devons nous borner à enregistrer [2].

Dans une note préliminaire sur le *Stenobothrus*, GÉRARD (09) adopte en réalité cette interprétation de MEVES, en ce sens qu'il décrit une production immédiate de rubans pachytènes aux dépens du réseau nucléaire. Néanmoins l'auteur décrit une conjugaison des corpuscules chromatiques qui viennent se ranger en deux séries parallèles correspondantes sur les rubans pachytènes [3].

Rappelons que beaucoup de descriptions anciennes, ne remontant, dans l'histoire des chromosomes, que jusqu'au dédoublement longitudinal du spirème épais, et considérant ce dédoublement comme l'origine des branches diacinétiques, admettaient une prophase euméiotique.

---

(1) C'est pourquoi, dans le schéma de la FIG. 55, nous avons dessiné uniformément en noir les chromosomes à tous les stades. Le schéma fait ainsi abstraction de la question de la persistance des chromosomes.

(2) MEVES admet toutefois un processus réducteur, non pas du nombre des *chromosomes*, mais du nombre des *ides* : la division longitudinale anaphasique de la cinèse hétérotypique, se produisant avant que ne se réalise l'accroissement des chromosomes-filles I, doit nécessairement, d'après MEVES, donner aux moitiés qu'elle produit des ides différents.

(3) Nous verrons que, dans son mémoire in extenso, GÉRARD a changé d'avis et admet une pseudo-réduction zygoténique.

DIXON (01) lui-même, qui expliquait les aspects strepsinématiques non pas par un dédoublement longitudinal, mais par un repliement des anses spirématiques et un entrelacement des branches issues de ce repliement, admettait cependant une prophase euméiotique : la première cinèse, d'après l'auteur, ne comporterait pas la séparation des branches du repliement (ce qui représenterait une préréduction), mais une division longitudinale des deux branches, grâce à une insertion juxtaposée. D'autre part, la seconde cinèse comporterait, elle aussi, une division longitudinale des chromosomes-filles de la première.

C'est ici aussi que doit se ranger la description de CARNOY et LEBRUN (97-00) et de LEBRUN (02) pour l'ovogénèse des Batraciens : les chromosomes diacinétiques, en nombre réduit, résulteraient d'une transformation des nucléoles et subiraient ensuite une évolution toute spéciale (voir GRÉGOIRE, 05).

Rappelons enfin l'interprétation radicale de HERTWIG (08), considérant l'étape synaptique comme une caryocinèse avortée.

2. Prophase euméiotiqne par zygoténie définitive.

VEJDOVSKY (07) et BONNEVIE (06 et 08), admettant la persistance autonome des chromosomes, ne peuvent pas se contenter de l'interprétation de MEVES. C'est dans un stade zygotène qu'ils cherchent le secret d'une réduction réelle prophasique.

Pour l'ovogénèse de divers Annélides, VEJDOVSKY (07) admet, d'accord avec les zygoténistes, que, à la prophase I, *n* filaments minces, FIG. 56, *a*, représentant les *n* chromosomes somatiques, se conjuguent deux par deux, par parasyndèse, FIG. 56, *b*, en *n*/2 anses pachytènes, FIG. 56, *c*. Seulement,

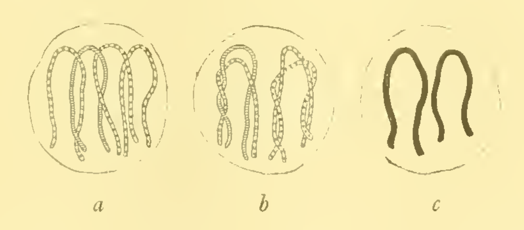


FIG. 56. Schéma de la prophase euméiotique par zygoténie définitive. (Ce schéma se complète par les dessins *d*, *e*, *f* de la FIG. 55).

contrairement à ce que pensent les zygoténistes préréductionnistes, cette conjugaison va, d'après l'auteur, jusqu'à une fusion complète et définitive des deux chromosomes. L'anse pachytène n'est donc pas un geminus, une

paire de chromosomes, mais bien une *unité nouvelle*, réellement simple bien que d'origine double, dans laquelle se sont pour ainsi dire fondus les deux chromosomes originels (c'est pour indiquer cette réelle unité que, dans notre schéma, nous avons dessiné les anses pachytènes uniformément en noir). Aussi, de même que dans l'interprétation de MEVES, le dédoublement longitudinal que subissent bientôt les anses pachytènes, FIG. 55, *d*, est une authentique division longitudinale et n'est pas la réapparition des chromosomes précédemment conjugués. Dans la suite, les anses dédoublées ne font que se raccourcir, FIG. 55, *d*, *e*, *f*, et ainsi les deux branches diacinétiques sont deux vraies moitiés longitudinales. Le reste des cinèses se passe d'après le schéma hétérohoméotypique. — On voit donc que toute la réduction s'achève au stade zygotène et que les deux cinèses sont équationnelles.

BONNEVIE (06) a d'abord proposé pour l'*Enteroxenos* (ov.) une interprétation différente de celle de VEJDOVSKY.

D'accord avec les préréductionnistes zygoténistes, l'auteur admettait que les deux filaments conjugués, — les deux chromosomes somatiques, — reparaissent au stade de dédoublement longitudinal et deviennent les deux branches des chromosomes diacinétiques. Seulement ce ne seraient pas ces deux branches qui se sépareraient l'une de l'autre à la première métaphase; au contraire, en se juxtaposant dans le plan équatorial, elles y subiraient une division longitudinale authentique, donnant donc, aux deux pôles, des chromosomes-filles eux-mêmes à deux branches, eux-mêmes bivalents. Ceux-ci à la seconde cinèse subiraient une nouvelle division longitudinale, donnant encore aux quatre cellules de la tétrade des chromosomes bivalents. Plus tard, au cours des cinèses de segmentation, s'achèverait définitivement la fusion des deux chromosomes conjugués. Les deux cinèses de maturation seraient donc purement équationnelles. La réduction serait due à une fusion définitive des chromosomes somatiques deux à deux, fusion amorcée au synapsis et se consommant seulement plus tard.

Dans son travail (08) sur le *Nereis*, le *Thalassema*, le *Cerebratulus*, l'auteur ne prend plus position d'une façon décidée dans la question de la réduction, et fait des réserves même en ce qui concerne l'*Enteroxenos*. BONNEVIE continue néanmoins à nier toute métacinèse réductionnelle et à considérer les deux cinèses comme vraiment équationnelles Elle se base sur ce que les traits que l'on a donnés comme caractéristiques de l'hétérotypie et qui constitueraient, dit-elle, les arguments en faveur d'une cinèse réductionnelle, ne se rencontrent pas exclusivement dans la première cinèse de maturation, mais aussi dans la seconde et même dans les cinèses de segmentation, jusqu'à

un certain moment, variable pour les espèces qu'elle a étudiées. En ce qui concerne le mode de réduction prophasique, l'auteur, sans se prononcer, penche plutôt pour une interprétation analogue à celle de Vejdovsky : mais, dans le *Nereis*, elle ne commence son étude qu'au stade de diacinèse.

C'est aussi dans cette catégorie qu'il faut placer l'interprétation de Winiwarter et Sainmont (09) pour l'ovogénèse du chat. Les auteurs admettent la zygoténie; seulement, contrairement à ce que Winiwarter considérait comme probable en 1900, ils ne sont pas convaincus que le plan du « dédoublement longitudinal » coïncide avec le plan d'accolement zygoténique et ils paraissent pencher plutôt pour la négative et par conséquent pour l'hypothèse d'une zygoténie euméiotique [1].

§ III. Interprétations spéciales de nature complexe.

Sous cette rubrique, nous groupons les interprétations qui, outre un processus réducteur, font intervenir, dans la distribution des chromosomes, des phénomènes tout particuliers. Les unes ne sont proposées que pour un objet ou une classe définie d'objets, d'autres prétendent à une plus grande extension.

1. *Postréduction avec synmixie à la seconde cinèse.*

Nous rencontrons, avant tout, l'interprétation synmixique de Haecker, proposée pour la première fois par l'auteur en 1896, maintenue par lui dans ses travaux ultérieurs. Les douze tétrades bivalentes de l'ovocyte du *Cyclops brevicornis*, — les *syndètes*, comme les appelle maintenant Haecker, — sont d'abord disposées en deux rangs superposés dans le plan équatorial (« figure provisoire, figure bisériale »), fig. 57, A, B; puis elles se dissocient, à la métaphase I, suivant leur fente longitudinale, fig. 57, C, les deux noyaux-filles héritant chacun douze chromosomes-filles eux-mêmes bivalents, en forme de V. Ces chromosomes-filles, pendant l'intercinèse, fig. 57, D, s'associent deux à deux, les deux V s'opposant par leur pointe et produisant ainsi des couples en forme de X ou de croix. Au moment de la métaphase, les deux V associés se coupent à leur pointe et chacune des deux moitiés d'un

[1] L'opinion des auteurs ne ressort pas clairement de leur texte : d'un côté, ils admettent une « véritable fusion » des deux filaments conjugués et une « véritable division longitudinale » des anses pachytènes. D'autre part, ils ne rejettent pas d'une façon absolue l'hypothèse d'une coïncidence entre le plan de division et le plan d'accolement Il semble cependant qu'il ne puisse y avoir *vraie* fusion et *vraie* division que si ces deux plans ne concordent pas.

V s'unit bout à bout avec la moitié correspondante du **V** associé, FIG. **57**, E. Il y a donc échange de moitiés transversales entre les chromosomes-filles associés et ainsi, à l'aide des douze chromosomes en **V**, il se forme deux groupes de six chromosomes-filles, FIG. **57**, F, chacun de ceux-ci étant bivalent, mais formé d'une association chromosomique (*a n*, *b o*) différente de celle qui existait dans les « syndètes » de la première cinèse (*a b*, *o n*). — Cette interprétation est donc en réalité une postréduction, puisque, de fait, les chromosomes *a* et *b*, *o* et *n*, associés en des syndètes à la première cinèse,

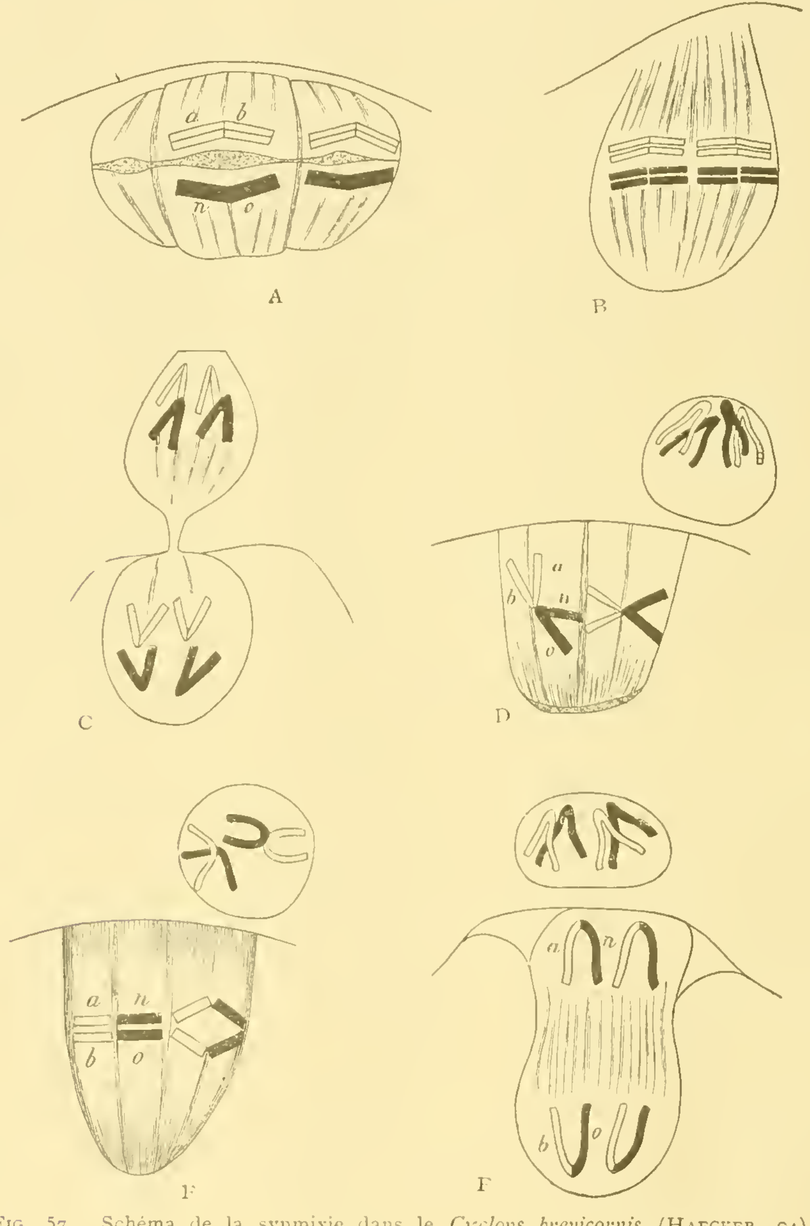


FIG. 57 Schéma de la synmixie dans le *Cyclops brevicornis* (HAECKER, 04).

sont séparés l'un de l'autre par la seconde métaphase; mais, outre cela, il se produirait des connexions nouvelles de chromosomes somatiques, et c'est ce que l'auteur désigne sous le nom de *synmixie*.

Haecker, en 1904 et 1907, pense trouver dans les chromosomes à deux branches croisées que l'on observe parfois, dans d'autres objets, pendant l'intercinèse, une autorisation à généraliser son interprétation synmixique. D'autre part, il cite des figures de « prétendue métaphase I », empruntées à divers objets et qui pourraient, d'après lui, être considérées comme des figures bisériales préalables à la vraie métaphase I.

La figure bisériale de la première cinèse a été décrite dans divers Copépodes par des élèves de Haecker, Braun (08) et Matschek (09). Mais nous verrons plus loin que ce dernier auteur admet au fond le schéma hétérohoméotypique.

C'est à l'interprétation postréductionnelle synmixique de Haecker qu'il faut rattacher la description de Gross (04 et 06) pour les Hémiptères (sp.), bien qu'elle soit tout à fait spéciale. Au début de la première prophase, les chromosomes se trouvent d'abord isolés les uns des autres en nombre normal complet; ils se groupent ensuite deux par deux, bout à bout, par métasyndèse. Une division longitudinale survient et le geminus, en se raccourcissant et s'épaississant, prend la forme d'une tétrade. La première cinèse s'accomplit suivant la fente longitudinale et est par conséquent équationnelle, donnant des chromosomes-filles bivalents. Ceux-ci ne se dissocient pas à la seconde cinèse en leurs éléments, mais chaque dyade subit une division transversale donnant des chromosomes-filles, eux-mêmes en dyades, formés de deux moitiés de chromosomes somatiques différents.

2. *Parasyndèse et Synmixie.*

Les interprétations de Schaefer (06) pour le *Dytiscus* (sp.) et de Otte (07) pour le *Locusta* (sp.) sont encore plus spéciales. Ces auteurs admettent tous deux une parasyndèse, mais elle serait euméiotique en ce sens que les deux chromosomes conjugués, sans se fusionner l'un avec l'autre, sont cependant définitivement associés; chaque geminus subirait, à la première et à la seconde cinèse, une division transversale.

D'après Otte, les anses pachytènes subissent un repliement, analogue à celui que décrivent les métasyndétistes, mais n'ayant pas la même valeur. La première métaphase sépare l'une de l'autre les deux branches du repliement, effectuant ainsi en réalité une division transversale des anses

pachytènes parasyndétiques; les chromosomes-filles I, à leur tour, se replient en deux branches et celles-ci se séparent l'une de l'autre à la métaphase II, par une nouvelle division transversale. — D'après Schaefer, les chromosomes diacinétiques et aussi les chromosomes II seraient formés de deux branches représentant les chromosomes somatiques géminés. En se plaçant, pour les deux cinèses, parallèlement au grand axe du fuseau, les branches se diviseraient, chaque fois, par une fente transversale.

Les divisions transversales ainsi décrites n'étant pas réductrices, nos auteurs les considèrent comme des divisions équationnelles d'une nature particulière. En réalité, Haecker pourrait aussi trouver dans ces descriptions une confirmation de la synmixie.

Schaefer et Otte sont les seuls parrains de cette interprétation.

3. *Réduction métacinétique de demi-chromosomes.*

L'isolement est encore plus complet pour une autre interprétation, celle de Wilke (07) concernant l'*Hydrometra* (sp.). Ce serait un type de préréduction se réalisant non pas pour des chromosomes complets, mais pour des demi-chromosomes. Les dix chromosomes somatiques (en négligeant l'accessoire) apparaîtraient d'abord distincts dans le noyau spermatocytaire, puis se couperaient chacun en deux tronçons transversaux. Les vingt demi-chromosomes se conjuguant deux à deux par métasyndèse donneraient des paires de demi-chromosomes en nombre normal, lesquelles, par une division longitudinale, deviendraient des tétrades absolument analogues de forme à celles que l'on décrit dans les objets où elles sont en nombre réduit. La première cinèse séparerait les demi-chromosomes conjugués et la seconde achèverait la division longitudinale.

Ce serait une synmixie spéciale, se réalisant à la première cinèse.

4. *Chromosomes en « octades ».*

Marcus (06) décrit, dans l'*Ascaris canis* (ov. et sp.), une conjugaison parallèle entre tronçons de spirème épais, donnant des chromosomes à deux branches dont chacune bientôt montre une fente longitudinale. Outre cela, chaque branche se fend transversalement, donnant des chromosomes formés chacun de 8 chromatides. Les fentes transversales n'interviennent pas dans la maturation; les chromosomes se dissocient en deux étapes, une fois suivant leur ligne de conjugaison et une fois suivant leur fente longitudinale. Il y a donc une cinèse réductrice et une cinèse équationnelle; l'auteur consi-

dère plutôt la seconde comme réductrice, mais pour des raisons empruntées à d'autres objets. Cette description se rapproche au fond d'une postréduction avec métasyndèse, mais nous la plaçons dans les cas spéciaux à cause de la forme des chromosomes en bi-tétrades. Ajoutons que les fentes transversales auraient peut-être pour rôle, d'après l'auteur, de permettre une synmixie au cours de la première cinèse de l'« Urgeschlechtszelle ».

5. *Remaniement des chromosomes à la diacinèse.*

D'après KING (08), l'ovocyte de *Bufo lentiginosus*, après avoir passé par les stades leptotène, pachytène et strepsitène, contiendrait, en nombre normal, des tronçons chromosomiques, qui se conjugueraient ensuite deux à deux. Seulement, à la veille de la métaphase, chacune des paires, — si nous comprenons bien l'auteur, — se transformerait en un amas granuleux qui, à son tour, redeviendrait un chromosome métaphasique [1].

§ IV. Descriptions incomplètes [2].

1) Nous mentionnons ici en premier lieu des descriptions qui envisagent toute l'étendue des cinèses de maturation, mais d'une façon *trop fragmentaire* pour autoriser une interprétation définitive. Telles sont les descriptions de STEVENS (03, 04) pour l'ovogénèse et la spermatogénèse de *Sagitta*. L'auteur, en effet, ne peut émettre aucune opinion en ce qui concerne la seconde période. Pour ce qui concerne d'autre part la formation des chromosomes, STEVENS admet bien une conjugaison « end to end » à la dernière télophase goniale pour la spermatogénèse, tandis qu'elle admet une conjugaison parallèle de chromosomes *tout formés* pour l'ovogénèse; mais il faut remarquer que l'auteur ne mentionne aucun des stades de l'étape synaptique et que par conséquent ses recherches sont trop incomplètes pour être utilement analysées. — Telle est encore la description de LUBIMENKO et MAIGE (07) pour la microsporogénèse de *Nymphaea* et *Nuphar*. Elle ne contient que des données fort incomplètes sur l'origine, la constitution et le partage des

(1) Il faudrait aussi mentionner comme toute spéciale la description de VAN LEEUWEN-RIJNVAAN (07) pour les Mousses, comportant une double réduction, l'une dans la sporogénèse, l'autre dans la formation des anthérozoïdes. Seulement les auteurs n'apportent aucune donnée concernant le mécanisme de la réduction. Leur description est contredite par celle de M. WILSON (10).

(2) Nous ne tenons compte que des descriptions qui n'ont pas été dans la suite modifiées par leurs auteurs. De plus, nous ne nous arrêtons pas aux descriptions qui ne touchent qu'en passant le problème actuel.

chromosomes. C'est ainsi que les auteurs n'ont observé ni le stade strepsitène ni les deux branches des chromosomes diacinétiques. S'il en était réellement ainsi, il n'y aurait aucun renseignement à tirer de cet objet pour la question actuelle.

2) Nous rangeons ici, en second lieu, toutes les descriptions qui n'étudient que la *seconde période*, à partir de la métaphase I.

Les unes, adoptant le *schéma hétérohoméotypique*, impliquent par conséquent la condamnation de la postréduction, mais n'autorisent aucune conclusion sur la nature vraie de la réduction. Tels sont les travaux de BRYCE (01) sur les Echinodermes (ov.), de NEKRASSOF (03, 09) sur le *Cymbulia* (ov.), de JANSSENS-ELRINGTON (04) sur l'*Aplysia* (ov.), de TSCHASSOWNIKOW (05) sur l'*Helix* (sp.), de JOERGENSEN (08) sur le *Nephelis* (ov.), auxquels on peut ajouter les recherches de BOVERI (90) sur les Mollusques (ov.).

D'autres descriptions au contraire, comme celles de VAN DER STRICHT et GRIFFIN, comportaient une interprétation sur la réduction. Elles ont été définies dans les classifications précédentes.

D'autres encore sont très incomplètes même pour la seconde période et nous n'avons pas à en tenir compte au point de vue qui nous occupe : telles sont celles de SMALLWOOD (04) pour le *Haminea*, celles de BIGELOW (07) pour le *Gonionemus*.

Enfin nous devons rappeler ici, avec quelques détails, la description de BONNEVIE (08_2) pour l'ovogénèse de *Nereis*, de *Thalassema* et de *Cerebratulus*.

L'interprétation de l'auteur est en réalité une sorte d'hétérohoméotypie. Si nous la plaçons à part, c'est parce que BONNEVIE explique autrement que nous-même les aspects anaphasiques dans ses objets. Le point de départ de la description de l'auteur se trouve dans les chromosomes prophasiques reproduits ici, FIG. 58, et que BONNEVIE appelle des croix. La FIG. 59 représente d'autre part des formes d'insertion au fuseau. BONNEVIE y distingue des insertions médianes, chromosomes *a*, *b*, *c*, et des insertions terminales, chromosome



FIG. 58. Chromosomes prophasiques de *Nereis* (BONNEVIE, 08_2).

d. Les premiers chromosomes représentent, d'après l'auteur, des croix dont les deux bras se sont rapprochés en situation parallèle et se sont ensuite insérés en leur point médian, c'est-à-dire au point où se croisaient primitivement les deux bras, FIG 58. Les formes *d* proviendraient d'une croix dont les deux bras sont d'abord devenus parallèles et qui ensuite s'est repliée en deux au point de croisement primitif. Ces chromosomes à insertion terminale apparente sont donc en réalité insérés, comme les premiers, par leur point médian. A la métaphase, — si toutefois nous comprenons bien l'auteur, — les deux branches se séparent l'une de l'autre, prenant, pendant l'anaphase, par suite de leur insertion médiane, des formes en V; mais ces V, grâce à un *glissement du point d'insertion*, peuvent se modifier en V caudés et même en V doubles. Ces différentes formes, bien que simulant des chromosomes-filles longitudinalement divisés, n'ont donc pas cette valeur et il n'y a là qu'une « fausse division longitudinale ». Toutefois il arrive, d'après BONNEVIE, que certains chromosomes-filles montrent, plus tard, une *vraie* division longitudinale, préparatoire à la seconde cinèse et qui peut-être est identique à une division longitudinale que l'auteur observe parfois dans les bras des croix prophasiques, FIG. 58. Pour la seconde cinèse, les chromosomes longitudinalement divisés forment encore des croix, qui se comportent comme celles de la première cinèse, montrant les mêmes insertions et les mêmes formes anaphasiques.



FIG. 59. Insertion des « chromosomes » I au fuseau dans le *Nereis* (BONNEVIE, 08₂).

Tout le monde reconnaîtra dans les croix diacinétiques de l'auteur, FIG. 58, les classiques chromosomes à deux branches et cela étant, on voit que la description de BONNEVIE est hétérohoméotypique, bien que cependant l'auteur interprète les V, les V caudés, et les V doubles de l'anaphase sans le secours d'une division longitudinale des chromosomes-filles I.

3) Ici se rangent encore certaines descriptions, anciennes pour la plupart, qui, outre la seconde période, étudiaient aussi la formation des « chromosomes », mais seulement à partir des anses pachytènes, sans rechercher spécialement l'origine de celles-ci. Les descriptions dont nous voulons parler ici admettaient le schéma hétérohoméotypique, en niant par conséquent la postréduction; d'autre part, elles rejetaient tout repliement métasyndétique, car elles considéraient les deux branches diacinétiques comme

représentant les deux « moitiés » du « dédoublement longitudinal ». Seulement, n'envisageant pas en détail la formation du spirème lui-même, elles demeurèrent incomplètes et ne permirent pas de trancher la question de la réduction. Les auteurs à mentionner ici sont : Flemming (87) et Meves (96), pour la Salamandre; Sargant (96 et 97), Guignard (99), Grégoire (99), Strasburger (00), Juel (00), Koernicke (01), Schniewind-Thies (01), Ernst (02), pour les végétaux; Mac Gregor (99), Eisen (00), Janssens (01), Kingsbury (02), Janssens et Dumez (03), Janssens (04), pour divers Batraciens; de Sinéty (01), pour les Orthoptères, Meves (02), pour la *Paludina*. Les travaux dont nous parlons sont néanmoins importants, pour les lumières qu'ils apportent sur une portion importante des cinèses de maturation.

4) L'interprétation de Matschek (09), — un élève de Haecker, — pour l'ovogénèse de divers Copépodes demeure encore incomplète. Malgré certaines façons de s'exprimer empruntées à l'interprétation de Haecker, c'est en réalité le schéma hétérohoméotypique que l'auteur admet. Il décrit, sous le nom de « figure bisériale », fig. **60**, *A*, une disposition montrant, de chaque côté de l'équateur, des « chromosomes » en tétrades ou « syndètes », fendus longitudinalement et transversalement. Seulement, il ne s'agit pas là, d'après l'auteur, d'une figure provisoire dans le sens de Haecker. En effet, d'abord, les « tétrades » sont en nombre réduit complet de chaque côté de l'équateur; de plus, ce sont ces « tétrades » qui vont se rendre de part et d'autre vers leurs pôles respectifs, fig. **60**, *B* et *C*. La fente longitudinale de chacun d'eux va devenir efficace à la seconde cinèse, fig. **60**, *D* et *E*, la fente transversale ne jouant au contraire aucun rôle dans la maturation. On voit donc que la « figure bisériale » de l'auteur n'est simplement qu'une métaphase ou une

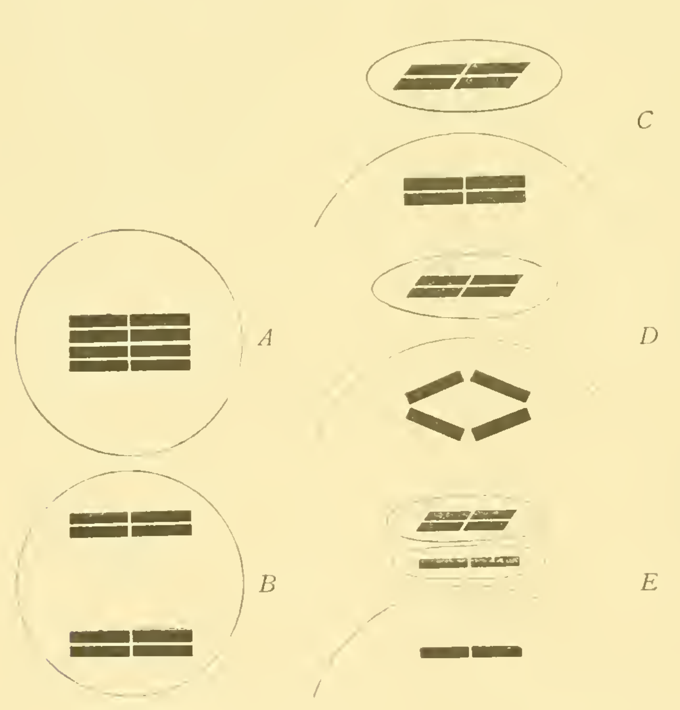


Fig. 60. Schéma de Matschek (09) pour les cinèses de maturation dans divers *Cyclops*.

anaphase commençante, — l'auteur l'appelle d'ailleurs aussi de ce nom, — et les « tétrades » superposées deux à deux dans le plan équatorial ne sont que deux « branches » chromosomiques en train de se séparer. L'interprétation de Matschek, contrairement à celle de Haecker et conformément à celle de Lerat, est donc hétérohoméotypique.

En ce qui concerne l'origine des chromosomes, l'auteur n'a recueilli dans son matériel que des données incomplètes et il ne peut émettre aucune opinion définitive. Il observe, avant le grand accroissement de l'ovocyte, une prophase synaptique montrant entre autres des anses diplotènes en nombre réduit; mais il dit n'avoir pas rencontré de figures montrant une zygoténie; il en nie même la possibilité en s'appuyant sur ce fait que les cinèses ovogoniales et la cellule apicale possèderaient déjà elles-mêmes le nombre haploïdique.

5) Nous devons rappeler ici certaines descriptions dont nous avons déjà fait mention plus haut et qui n'envisagent que la prophase synaptique sans étudier l'évolution ultérieure des cinèses. Plusieurs de ces travaux, très importants, décrivent une zygoténie, soit pseudoréductionnelle (Berghs, Maréchal, Trinci, 08, Martins Mano, v. p. 255), soit euméiotique (Winiwarter et Sainmont, v. p. 268). Quelques auteurs se contentent d'établir la sériation des stades de la prophase, ou bien sans prendre parti pour l'un ou l'autre mode de réduction (Schoenfeld, 01, Trinci, 06), ou bien en se déclarant favorables à la zygoténie (Levi, 05, Cerruti, 06), ou bien en adoptant une attitude opposée (D'Hollander, 04, Lams, 07) [1]. L'intérêt principal des travaux de cette dernière catégorie réside en ce qu'ils décrivent, pour diverses ovogénèses, une prophase synaptique précédant l'accroissement.

Article II. SECONDE CLASSIFICATION GÉNÉRALE.

Les nombreuses interprétations que nous venons de définir et de classer peuvent se grouper d'une façon un peu différente d'après un point de vue moins descriptif et plus fondamental que celui que nous avons adopté dans la classification précédente.

[1] Schoenfeld décrit, dans la spermatogénèse du taureau, des appariements de filaments minces. Mais il observe parfois des associations de plus de deux filaments et il laisse indécise la question de la réduction.

A vrai dire, la question première sur laquelle sont partagés les auteurs concerne la *persistance autonome des chromosomes.* En effet, ceux qui admettent cette persistance doivent nécessairement trouver, dans les cinèses de maturation, un *processus réducteur*, c'est-à-dire un processus à l'intervention duquel est dû le fait qu'un noyau ayant reçu *n* chromosomes autonomes produit quatre noyaux ne possédant plus chacun que *n*/2 chromosomes. Les auteurs, au contraire, qui rejettent la persistance autonome des chromosomes n'ont pas à trouver de véritable processus réducteur. Car, d'après eux, il n'est pas vrai de dire que le noyau cytaire quiescent possède réellement *n* chromosomes; il contient simplement de la matière chromatique en une certaine quantité ou, si l'on veut, des corpuscules chromatiques (des pangènes) en un certain nombre. La différence entre les deux façons de voir est donc capitale et on pourrait d'après cela grouper les auteurs en *deux grandes catégories.*

Parmi les adversaires de la persistance des chromosomes, — Meves, Fick, Duesberg [1], — il ne peut y avoir qu'uniformité au point de vue de la réduction numérique. Celle-ci résulte simplement de ce que le matériel chromosomique s'organise en *n*/2 unités; les différences qui peuvent séparer ces auteurs concernent la façon dont ils expliquent les figures de la prophase et aussi leur attitude à l'égard de l'hypothèse d'une réduction des ides.

Les partisans de l'autonomie chromosomique forment l'immense majorité des auteurs, mais on trouve parmi eux une grande diversité au point de vue actuel et il faut les classer eux-mêmes en *deux catégories.* Tandis que quelques-uns (Vejdovsky, Bonnevie, Winiwarter et Sainmont) recourent à un *processus euméiotique prophasique*, la plupart des auteurs, au contraire, assignent à un *processus métacinétique* le rôle de *réduire définitivement* le nombre des chromosomes. Les auteurs du premier groupe se rallient à une thèse uniforme : ils admettent que les *n* chromosomes somatiques s'associent parasyndétiquement deux par deux, d'une façon définitive, en *n*/2 unités nouvelles où se noie leur individualité; les très nombreux auteurs du second groupe, au contraire, sont assez divisés sur le point de savoir comment s'accomplit la réduction et il faudrait répéter ici toute la classification que nous avons donnée plus haut, pages 246-264, pour les partisans d'une métacinèse euméiotique.

---

[1] C'est ici aussi que doivent se ranger les auteurs qui n'ont pas étudié la question de la réduction, mais qui nient la persistance des chromosomes (Della Valle, Tellyesnicsky, Giardina).

Article III. LES OPINIONS SUR LA PROPHASE.

Il ne sera pas inutile de classer, sans tenir compte de la seconde période, les interprétations *principales* concernant la formation des « chromosomes » diacinétiques en nombre haploïdique.

Il faut distinguer deux grands types de description (A et B).

A. Les deux branches des chromosomes diacinétiques, — ou bien les parties de croix qui sont homologues de ces branches, — ne résultent pas du « dédoublement longitudinal » des anses pachytènes, mais représentent deux *tronçons aboutés* de celles-ci. Si on fait abstraction de l'interprétation spéciale de SYKES (p. 256), il n'y a à mentionner ici que des opinions *métasyndétistes*, que nous classerons en trois séries.

1. Les anses, préalablement divisées longitudinalement, subissent un véritable *repliement* en deux, — suivi souvent d'une rupture transversale, — qui amène la formation de chromosomes à deux branches plus ou moins parallèles ou entrelacées ou croisées, dans lesquelles la fente longitudinale peut persister ou s'oblitérer momentanément : les deux branches étant considérées comme représentant chacune un chromosome somatique, c'est donc un cas de métasyndèse pseudoréductionnelle, FIG. 43 (MONTGOMERY, FARMER et MOORE, MOTTIER, etc.).

2. Les anses dédoublées, repliées ou non, mais demeurant nettement divisées longitudinalement, se divisent transversalement en leur milieu ; les deux branches ainsi individualisées arrivent à se trouver plus ou moins sur le prolongement l'une de l'autre ; grâce à un certain écartement des moitiés longitudinales des deux branches au point de jonction de celles-ci, il se forme des chromosomes « *à chaton* » ou des *tétrades-croix*, FIG. 53 (PAULMIER, MAC CLUNG, etc.). Les deux branches sont encore tenues pour deux chromosomes somatiques et, par conséquent, c'est encore un cas de métasyndèse pseudoréductionnelle.

3. Le spirème, non dédoublé longitudinalement, se segmente simplement en *n* tronçons demeurant réunis deux par deux ; les tronçons correspondraient chacun à un chromosome somatique ; aussi serait-ce un autre cas de métasyndèse pseudoréductionnelle, FIG. 45 (KING, GATES, GEERTS).

On voit que dans ces interprétations, les « chromosomes » diacinétiques sont des « *gemini* » dont les « éléments » sont représentés par les deux branches.

B. Les deux branches des chromosomes diacinétiques, — ou les portions de croix qui leur sont homologues, — résultent du *dédoublement longitudinal* des anses pachytènes.

Il faudra distinguer ici deux grandes interprétations (1 et 2) d'après l'origine assignée aux anses pachytènes elles-mêmes et aussi d'après la signification attribuée au « dédoublement longitudinal ».

1. Les anses pachytènes se sont formées *comme des anses somatiques quelconques*. Aussi le « dédoublement longitudinal » est un authentique *clivage longitudinal*, de même signification qu'un clivage longitudinal de chromosome somatique, et les deux branches définitives sont deux authentiques moitiés longitudinales. Seulement deux hypothèses se présentent :

a) dans une première hypothèse, chacune des deux branches montre bientôt une *fente transversale;* il en résulte des *tétrades-bâtonnets* du type de Rueckert et Haecker : d'après les auteurs, la fente transversale correspond au point de jonction de deux chromosomes somatiques; aussi les « chromosomes » diacinétiques seraient-ils, dans ce cas, des gemini métasyndétiques (Rueckert, Haecker, Popoff, Goldschmidt pour le *Dicrocœlium*);

b) dans une seconde hypothèse, les deux branches demeurent transversalement indivises. Les « chromosomes » diacinétiques ne sont donc pas des gemini, mais simplement des chromosomes divisés longitudinalement, et la *prophase* est *euméiotique*, mais sans comporter de vrai processus réducteur, fig. 55 (Meves, Fick, Duesberg).

2. Les anses pachytènes résultent d'une *zygoténie*, d'une *parasyndèse*, c'est-à-dire d'un appariement de filaments minces, les auteurs qui adoptent cette interprétation admettant, d'autre part, que chacun des filaments minces représente un chromosome somatique. Il y a encore à distinguer deux hypothèses :

a) ce sont les filaments minces eux-mêmes précédemment conjugués (c'est-à-dire les chromosomes somatiques) qui reparaissent lors du « dédoublement longitudinal » des anses pachytènes et deviennent les deux branches définitives; les « chromosomes » diacinétiques sont donc des « *gemini* » formés par une *zygoténie pseudoréductionnelle*, fig. 44 (Grégoire, Berghs, Schreiner, Rosenberg, Strasburger, etc.) ;

b) la conjugaison des chromosomes somatiques dans la zygoténie est complète et va jusqu'à leur fusion définitive en une anse qui est une unité nouvelle. Le « dédoublement longitudinal » que subissent ces anses est donc

une véritable division longitudinale ; la *zygoténie est euméiotique* et les « chromosomes » diacinétiques ne sont pas des gemini, FIG. 56 (VEJDOVSKY, BONNEVIE, WINIWARTER et SAINMONT).

D'après les hypothèses mentionnées, dans la seconde catégorie, sous les rubriques 1, *b*, — 2, *a*, — et 2, *b*, — les deux branches peuvent, dès la prophase, montrer une fente longitudinale nouvelle. D'autre part, si les deux branches, au lieu de demeurer plus ou moins juxtaposées, divergent l'une de l'autre par une extrémité et si les moitiés longitudinales se dissocient plus ou moins dans chacune des deux branches au point de jonction de ces dernières, il en résultera des chromosomes *à chaton* et des *tétrades-croix*, FIG. 54 [1].

SECONDE SECTION.

DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Nous avons longtemps hésité sur le choix d'une marche à suivre dans l'étude comparative des descriptions et interprétations que nous venons de rappeler dans notre première section. Il semblerait à première vue qu'il est indispensable de considérer, *isolément et dans son ensemble*, chacun des différents types complets de description. Cependant, une étude longue, approfondie et très détaillée des documents publiés nous a convaincu à nouveau qu'il vaut mieux suivre une autre voie et procéder, non pas objet par objet, mais *stade par stade*, nous voulons dire : en examinant à la fois, pour chacune des grandes étapes successives, les données fournies par tous les objets étudiés. Il y a des étapes, en effet, au sujet desquelles les divergences sont faciles à réduire et ainsi le problème véritable arrive à se circonscrire de plus en plus, pour tous les objets, sur certains stades. Il est bien vrai qu'une telle façon de procéder paraît supposer admise la thèse de l'uniformité essentielle des phénomènes dans tous les objets. Seulement, ainsi que nous l'écrivions en 1905, ce n'est pas une argumen-

---

(1) Nous aurons, dans les chapitres suivants, l'occasion de classer de façons nouvelles les interprétations au sujet des étapes successives de la maturation. Nous nous excusons encore de certaines redites qui allongeront notre texte : elles sont indispensables pour faire de ce mémoire un instrument de travail.

tation *a priori* qui nous fait admettre cette thèse : au contraire, elle s'est imposée à notre esprit comme une conséquence inévitable de l'étude comparée des documents et des objets, que nous avons poursuivie pendant plusieurs années.

Ce que nous avons appelé la seconde période, — de la métaphase I jusqu'à la fin de la seconde cinèse, — nous parait, malgré certaines oppositions, relever de plus en plus d'une interprétation unique. Aussi commencerons-nous par cette étape l'examen des résultats acquis.

Chapitre I.

LA SECONDE PÉRIODE.
LE SCHÉMA HÉTÉROHOMÉOTYPIQUE.

Nous avons montré en 1906 que le schéma hétérohoméotypique, — tel que nous l'avons défini plus haut, — se vérifie certainement pour un grand nombre d'objets, et qu'aucune des observations publiées jusqu'alors n'interdisait définitivement d'étendre ce schéma à toutes les tétradogénèses. Les objets pour lesquels nous avons considéré dès lors le schéma hétérohoméotypique comme bien établi étaient : tous les Végétaux étudiés, les Batraciens, les Poissons, les Mollusques, l'*Echinus*, certains Orthoptères, certains Hémiptères, le *Cyclops strenuus*, le *Thysanozoon*.

Depuis lors, notre conclusion a reçu de nombreuses confirmations : d'anciennes descriptions opposées au schéma hétérohoméotypique ont été corrigées dans le sens de ce schéma; c'est le cas pour plusieurs Vers (ov.), repris par Vejdovsky lui-même (07); pour l'*Ophryotrocha* (ov. et sp.), repris par Grégoire et Deton (06) et les Schreiner (06); l'*Enteroxenos* (ov.), repris par les Schreiner (07); les Orthoptères (sp.), pour lesquels Davis (09) confirme, contre Mac Clung, la description hétérohoméotypique de Sinéty; le *Zoogonus* (ov. et sp.) d'après Grégoire (09); les Copépodes eux-mêmes, pour lesquels Matschek (09) confirme la description hétérohoméotypique de Lerat (05). D'autre part, le schéma a été confirmé, à de nombreuses reprises, pour des objets déjà interprétés précédemment dans ce sens et pour des objets nouvellement étudiés : le lecteur pourra s'en convaincre en parcourant nos listes d'auteurs - hétérohoméotypistes - des pages 252 à 255, 260 à 262, 265, 267, 274, 275.

Néanmoins, certaines descriptions nouvelles nous ont été opposées, soit pour infirmer, même dans les cas où nous le jugeons établi, la *validité*

du schéma hétérohoméotypique, soit du moins pour attaquer notre thèse de l'*extension* de ce schéma à tous les objets des deux règnes. Mais il faut reconnaître que les confirmations du schéma hétérohoméotypique sont beaucoup plus nombreuses que les adhésions à des interprétations opposées, et que, de plus, tandis que ces dernières sont très diverses, les descriptions hétérohoméotypiques, au contraire, présentent une très grande concordance.

Dans un premier paragraphe, nous montrerons que le schéma hétérohoméotypique *s'applique réellement* à toute une série d'objets ; dans un second paragraphe, nous montrerons qu'aucune donnée définitive ne s'oppose à *généraliser* cette interprétation.

Avant d'entamer notre étude, il ne sera pas inutile de faire remarquer que l'examen des données relatives à l'étape dont nous nous occupons ne se complique pas de discussions sur la *persistance autonome des chromosomes*. Le seul moment où ceux-ci pourraient, dans la seconde période, perdre leur autonomie, serait le repos intercinétique, dans les cas où il se réalise. Or, Meves lui-même admet qne les chromosomes-filles I persistent durant le repos intercinétique et que les deux moitiés longitudinales de ces chromosomes sont les futurs chromosomes-filles de la seconde cinèse. C'est même à Meves que revient le mérite d'avoir le premier émis cette dernière thèse pour les animaux.

§ I. Validité du schéma hétérohoméotypique

A. *Chromosomes à deux branches.*

Nous ne considérons pour commencer que les objets où les chromosomes sont, du moins pour la plupart, constitués nettement de deux branches. Ce sont tous les objets que nous venons de citer, sauf les Hémiptères et certains Orthoptères dans lesquels plusieurs chromosomes sont en tétrades-croix, et sauf aussi quelques objets pour lesquels les descriptions sont plus ou moins incomplètes.

Les *objections* que des travaux récents élèvent contre la *validité* du schéma hétérohoméotypique, même dans les objets que nous venons de mentionner, peuvent se ramener à deux catégories.

1. C'est d'abord l'hypothèse d'une *insertion juxtaposée* des branches chromosomiques, FIG. 46, *b*, *c*, *d*, entraînant, à l'anaphase, la séparation, non pas des deux branches elles-mêmes, mais de leurs moitiés longitudinales. Seulement, cette interprétation s'associe avec des conceptions très

différentes sur l'évolution ultérieure des cinèses. Pour MAC CLUNG et ses élèves (02, 05, 08) [1] et pour SUTTON (02), elle s'unit à la *postréduction*, car les moitiés longitudinales se fendraient transversalement en deux pour la seconde cinèse. Pour SYKES (08), au contraire, les moitiés longitudinales subiraient dès l'anaphase I une division longitudinale préparatoire à la seconde cinèse, qui serait ainsi équationnelle.

2. La seconde objection réside dans l'hypothèse *synmixique* de HAECKER : en premier lieu, l'auteur considère les figures métaphasiques de LERAT (05) pour le *Cyclops* (FIG. 78), — montrant, d'après LERAT, des chromosomes-filles I longitudinalement divisés, — non pas comme d'authentiques métaphases, mais comme des « *figures provisoires* » montrant une « *disposition bisériale* » des tétrades, préalable à la vraie métaphase. HAECKER rejette donc pour le *Cyclops* l'interprétation hétérohoméotypique. L'auteur ne restreint d'ailleurs pas cette conclusion au *Cyclops* : il pense qu'une étude plus analytique des figures soi-disant métaphasiques dans d'autres objets montrerait qu'il ne s'agit que de dispositions bisériales devançant la métaphase.

En second lieu, HAECKER pense que dans beaucoup d'objets, la métaphase II, grâce au croisement qu'on y observe dans les chromosomes, pourrait comporter des échanges synmixiques analogues à ceux qu'il admet pour le *Cyclops brevicornis* (p. 269).

Nous allons voir que ces interprétations ne sont pas applicables aux objets dont nous parlons ici et qu'il faut y admettre au contraire le schéma hétérohoméotypique.

Un premier point à élucider est celui de savoir si le *nombre* des « chromosomes » diacinétiques est *haploïdique* ou *diploïdique* : la présence du nombre haploïdique dès la prophase constitue en effet un des caractères que nous avons définis pour la cinèse hétérotypique. Or, c'est bien ce qui se vérifie, d'après les données concordantes des auteurs, dans les objets dont nous parlons, tant animaux que végétaux.

Cela étant, nous allons voir maintenant que la métaphase I, grâce à une insertion superposée des chromosomes I sépare les deux branches de ceux ci; que, ensuite, les formes anaphasiques supposent une division longitudinale des chromosomes-filles I et que enfin ce sont les moitiés résultant de cette division qui se séparent à la seconde cinèse. Nous ferons rapidement cette

(1) Nous avons omis, plus haut, de mentionner NOWLIN (08) parmi les élèves de MAC CLUNG.

démonstration, et nous nous permettons de renvoyer le lecteur à notre mémoire de 1905 pour l'exposé détaillé des points qui vont suivre dans ce paragraphe.

I. *Dans les végétaux.* Nous avons tenu à revoir encore nos préparations, principalement celles de *Lilium martagon*, *Lilium speciosum*, *Trillium grandiflorum*, et à les comparer avec nos dessins et ceux des autres botanistes.

En ce qui concerne d'abord l'étude de l'*insertion au fuseau I*, ces objets présentent un grand avantage : grâce à la longueur des chromosomes et à la disposition caractéristique de leurs deux branches, qui, au lieu d'être stricte-

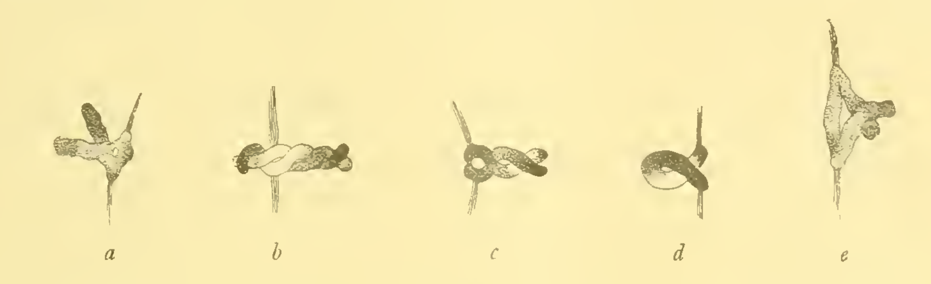


FIG. 61. Metaphase I dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 99). Insertion superposée des branches chromosomiques.

ment parallèles l'une à l'autre, sont au contraire entrelacées et croisées, on peut plus aisément suivre, au point d'insertion, les contours et les allures de chacune des deux branches. Or, nous avons constaté à nouveau la parfaite exactitude des figures d'insertion que nous avons reproduites en 1905 et que nous répétons ici, FIG. **61**, **62**, **63**. Si maintenant on compare ces figures d'insertion avec les formes que présentent les chromosomes diacinétiques jusqu'au moment de leur mise au fuseau, FIG. **1**, **2**, **3**, il est parfaitement évident que les deux branches qui, dans les FIG. **61**, **62**, **63**, sont dirigées de part et d'autre vers deux pôles différents, sont bien les deux branches constitutives de chaque chromosome diacinétique.

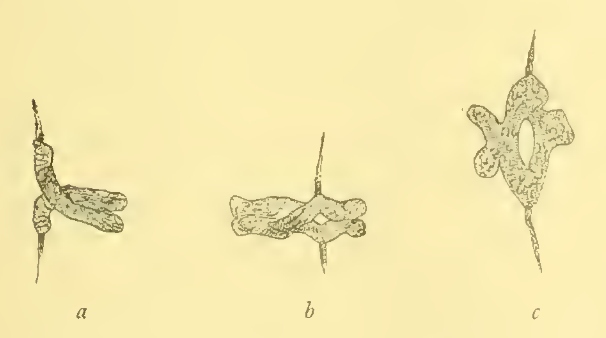


FIG. 62. Métaphase I dans le *Lilium Martagon* (STRASBURGER, 00).

Des aspects identiques à ceux que nous reproduisons se retrouvent dans de très nombreux objets végétaux, dans tous ceux, à vrai dire, où les figures de métaphase se prêtent à l'analyse : citons entre autres les figures de

Strasburger (00), de Farmer-Moore (05), de Mottier (05, 07), de Rosenberg (09) et rappelons en particulier, fig. **64**, les figures de Miyake pour le

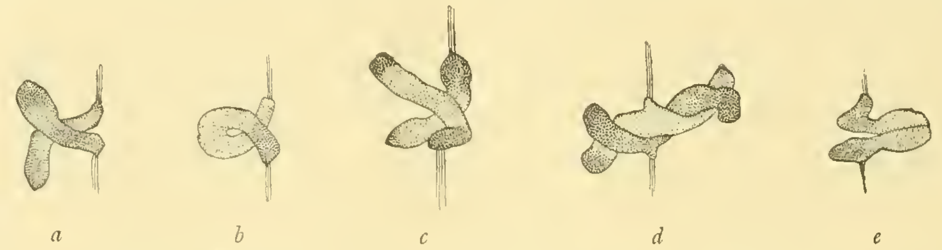


Fig. 63. Métaphase I dans le *Trillium grandiflorum* (Grégoire, 05).

Funkia, l'objet qui a servi de base à l'interprétation opposée de Sykes. Il faut d'ailleurs noter que Sykes n'apporte aucune figure démonstrative de son opinion et que même elle ne représente aucun aspect du stade d'insertion au fuseau, correspondant à la figure de Miyake.



Fig. 64. Métaphase I dans le *Funkia* (Miyake, 05).

Les figures que nous venons de reproduire montrent de plus la diversité d'insertion des chromosomes telle que nous l'avons décrite (99 et 05) : terminale, fig. **61**, *d;* fig. **62**, *a;* fig. **63**, *a*, *b*, *c;* médiane, fig. **62**, *c;* fig. **63**, *d;* intermédiaire, fig. **61**, *a*, *b*, *c;* fig. **62**, *b*.

Aussi n'hésitons-nous pas à considérer comme une donnée certaine que dans tous les végétaux étudiés, et conformément à presque toutes les descriptions, l'insertion est » superposée «, entraînant, à la première cinèse, la séparation des branches constitutives des » chromosomes « diacinétiques.

Rappelons maintenant que, *durant l'anaphase*, les » chromosomes-filles « présentent, parfois dans un même objet, des formes différentes, en **V**, en **V** caudés, en **V** doubles, fig. **65** et **66**, et que ces formes apparaissent souvent dès le début du mouvement anaphasique.

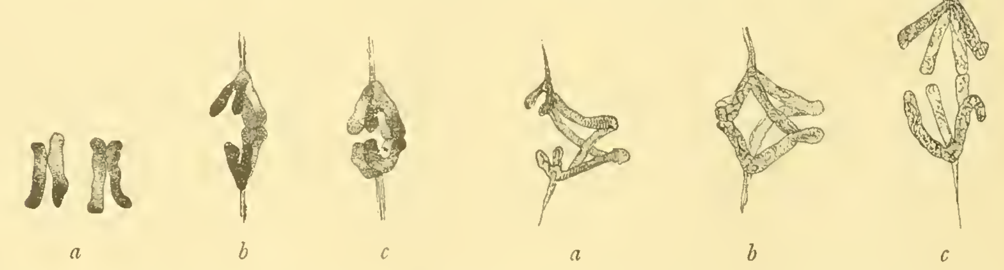


Fig. 65. *Lilium speciosum* (pollen). Division longitudinale anaphasique : *a*, **V** simples; *b*, **V** caudés; *c*, **V** doubles. (Grégoire, 99.)

Fig. 66. *Lilium Martagon* (pollen). Division longitudinale anaphasique : *a*, **V** caudés; *b* et *c*, **V** doubles. (Strasburger, 00.)

Étant donné ce que nous venons de dire sur l'insertion superposée des deux branches et d'autre part sur la diversité du point d'insertion, il en résulte que la diversité des formes anaphasiques trouve son explication toute naturelle si on admet que les „chromosomes-filles“ I subissent ou manifestent à l'anaphase une division longitudinale, les V simples résultant de la division longitudinale des branches à insertion terminale, les V caudés provenant de la division longitudinale des branches à insertion intermédiaire, les V doubles résultant de la division longitudinale des branches à insertion médiane.

Dans les objets où les branches des chromosomes montrent chacune, dès la diacinèse, une division longitudinale bien nette, c'est évidemment cette dernière qui, un instant oblitérée, reparait pendant l'anaphase et ces objets apportent par là une confirmation solide à la thèse de la division longitudinale anaphasique.

Bonnevie (08), toutefois, fait objection à notre façon d'argumenter basée sur la présence simultanée de V simples, de V caudés, de V doubles. L'insertion d'un chromosome peut, d'après l'auteur, se modifier au cours du mouvement métaphasique et anaphasique, et, par exemple, de terminale qu'elle était, devenir subterminale, par une sorte de glissement des chromosomes-filles sur les filaments d'attache. Cela étant, il est, pense Bonnevie, illégitime de comparer les formes anaphasiques avec les aspects de l'insertion primitive et d'appuyer, par cette comparaison, des conclusions au sujet de l'existence d'une division longitudinale anaphasique. A cela nous répondrons plusieurs choses. D'abord, la possibilité de ce changement dans le point d'insertion n'est pas bien établie par l'auteur : Bonnevie, en effet, ne démontre pas suffisamment que tous les chromosomes présentent au début une insertion identique. Mais admettons que le point d'insertion puisse se modifier; pour qu'on pût expliquer par là les différentes figures d'anaphase, il faudrait supposer que les V à queue et les V doubles proviennent d'un chromosome-fille primitivement en forme de V, mais dans lequel l'insertion, abandonnant la pointe du V, aurait glissé le long des deux branches vers l'ouverture du V. Or, s'il en était ainsi : *a)* les „queues“ des V devraient être toujours doubles elles-mêmes dès le début de leur apparition, ce qui ne se vérifie pas, beaucoup de V se prolongeant au début par une „queue“ simple; *b)* les „queues“ des V devraient être fermées à leur extrémité équatoriale, puisqu'elles représenteraient la partie angulaire d'un V primitif et de même les deux V des doubles devraient être continus, l'un avec l'autre, par une de leurs extrémités. Or, cela non plus

ne se vérifie pas (voir, par exemple, FIG. 66). Enfin, notons encore que BONNEVIE elle-même admet dans l'*Amphiuma*, pour des figures absolument analogues à celles des végétaux, l'interprétation que nous défendons ici et que, d'autre part, l'auteur montre dans le *Nereis* des figures anaphasiques (fig. 7 et 10) identiques à ses figures pour l'*Amphiuma*.

En ce qui concerne enfin l'*intercinèse* et la *seconde cinèse*, nos observations nouvelles rapprochées des données de la littérature nous ont montré qu'il n'y a rien à changer à ce que nous en avons dit dans notre premier mémoire.

En premier lieu, il faut noter que l'intercinèse montre, d'après les différents objets, soit une absence de reconstitution nucléaire, les chromosomes-filles I passant directement au fuseau II, soit des degrés très variables de reconstitution nucléaire, comportant parfois une persistance nette des chromosomes-filles I; que, en tous cas, les chromosomes II possèdent dès leur apparition une constitution identique à celle des chromosomes-filles de l'anaphase I, puisqu'ils sont, dès le début, formés comme ceux-ci de deux moitiés longitudinales. Cela étant, il est clair que les chromosomes-filles I longitudinalement dédoublés gardent leur autonomie durant l'intercinèse, de quelque nature que soit celle-ci, pour reparaître à la prophase II.



FIG. 67. Cinèse homéotypique dans le *Lilium speciosum* (pollen) (GRÉGOIRE, 99) : *a*, mise au fuseau, vue du pôle; *b* et *c*, anaphase.

En second lieu, les figures de seconde cinèse, FIG. 67, montrent que ce sont bien les deux moitiés longitudinales des chromosomes II qui se séparent vers les pôles et qu'il ne se produit ni synmixie à la façon de

HAECKER, ni division longitudinale nouvelle d'après le type de BONNEVIE pour l'*Enteroxenos*.

Ajoutons encore une fois que BONNEVIE interprète comme nous venons de le faire les figures de l'*Amphiuma* absolument analogues à celles des végétaux et que SYKES admet le schéma hétérohoméotypique pour les stades ultérieurs à l'anaphase I.

En résumé, il est *certain* que les végétaux suivent le schéma hétéro-homéotypique.

II. *Dans les animaux*. En ce qui concerne d'abord l'insertion des chromosomes I, nous reconnaissons que les images ne sont pas toujours très claires. Néanmoins, certains objets où on a observé le stade même de l'insertion dans des chromosomes dont les deux branches sont






FIG. 68. Insertion des chromosomes I dans le triton (JANSSENS, 01).

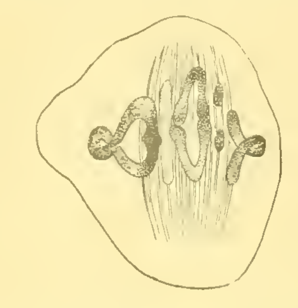


FIG. 69 Métaphase I dans *Stenobothrus* (DE SINÉTY, 01).

nettement distinctes, — tels que le *Triton* (JANSSENS, 01), les Orthoptères (DE SINÉTY, 01, et DAVIS, 09), le *Tomopteris* (SCHREINER, 06), l'*Amphiuma* (BONNEVIE, 08) et d'autres, — montrent clairement que les deux branches des chromosomes diacinétiques, FIG. 5, 7, sont bien superposées l'une à l'autre à l'équateur de la figure et se séparent l'une de l'autre vers les pôles, FIG. 68, 69, 70, 71. D'autre

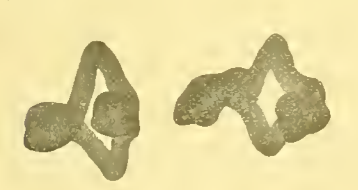



FIG. 70. Insertion des chromosomes I dans *Amphiuma* (BONNEVIE, 08).



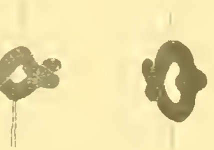


FIG. 71. Insertion des chromosomes I dans *Stenobothrus* (DAVIS, 08).

part, dans ces mêmes objets, la division longitudinale anaphasique est très nette, d'après l'ancienne description de FLEMMING et de MEVES,

FIG. **72**, **73**, **74**, **75**, et elle correspond à la division longitudinale que montre chacune des deux branches des chromosomes diacinétiques.

Tels sont les phénomènes dans les objets faciles à analyser; si l'on songe maintenant que, dans tous les objets animaux dont nous parlons dans ce paragraphe, les aspects de métaphase et d'anaphase sont, bien que moins clairs, néanmoins absolument semblables à ceux que nous venons de rappeler, il apparaîtra que l'on peut admettre pour tous ces objets la description hétérohoméotypique en ce qui concerne la première cinèse. Les raisons que nous avons données plus haut pour écarter dans les végétaux l'objection de Bonnevie s'appliquent non moins justement aux objets animaux, d'autant plus que Bonnevie elle-même interprète comme nous les figures de l'*Amphiuma*.

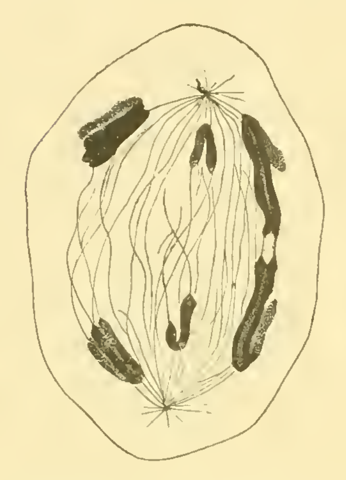


Fig. 72. Division longitudinale anaphasique dans la salamandre (Meves, 96).



Fig. 73. Division longitudinale anaphasique dans l'*Amphiuma* (Mac Gregor, 99).

En ce qui concerne maintenant la destinée des moitiés longitudinales des chromosomes-filles I, pendant l'intercinèse et la seconde cinèse, la question est ici plus aisée encore à trancher que dans les végétaux. Les cas où l'intercinèse comporte un passage direct de l'anaphase I à la métaphase II sont ici plus nombreux. D'autre part, lorsqu'un noyau intercinétique se reforme, les chromosomes-filles gardent souvent leur distinction latérale. Dans les deux cas, on peut suivre les deux branches longitudinales



Fig. 74. Division longitudinale anaphasique dans le *Batracoseps* (Janssens et Dumez, 03).



Fig. 75. Division longitudinale anaphasique dans *Stenobothrus* (de Sinéty, 01).

des chromosomes-filles I jusqu'au moment où elles s'insèrent au fuseau II et on les y voit se séparer l'une de l'autre vers les pôles. C'est le cas entre autres pour l'*Amphiuma* (MAC GREGOR, 99, BONNEVIE, 08), FIG. **76**, **77**, pour le *Triton* (JANSSENS, 01), pour le *Desmognathus* (KINGSBURY, 02), pour le *Thysanozoon* (SCHOCKAERT, 02), pour l'*Aplysia* (JANSSENS et ELRINGTON, 04), pour le *Tomopteris*, la *Salamandra* (SCHREINER, 06, 06). Il n'y a donc pas place, ici non plus, pour une interprétation synmixique de la seconde cinèse.



FIG. 76. Chromosomes II se rangeant au fuseau dans *Amphiuma* (MAC GREGOR, 99).



FIG. 77. Anaphase II dans *Amphiuma* (MAC GREGOR, 99).

Puisque les choses se passent ainsi dans les objets où les chromosomes-filles I peuvent se poursuivre nettement pendant l'intercinèse, il n'y a pas de doute qu'il en est de même dans les autres objets qui, bien que comportant un certain repos intercinétique, présentent néanmoins des aspects d'anaphase I et de seconde cinèse absolument identiques à ceux des objets à intercinèse plus directe. Or, c'est le cas pour les autres objets animaux dont nous parlons dans ce paragraphe.

III. Le *Cyclops strenuus* réclame une attention spéciale. Rappelons que HAECKER (07) révoque en doute l'interprétation hétérohoméotypique de LERAT (05), en premier lieu, parce que la figure que ce dernier considère comme étant la fin de la métaphase et comme montrant des chromosomes-filles I longitudinalement dédoublés, FIG. **78**, ne représenterait au contraire que la « figure provisoire », préalable à la vraie métaphase; en second lieu, parce que LERAT n'a pas observé la seconde cinèse.



FIG. 78. Métaphase I dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 05).

Nous avons tenu à revoir nous-même les préparations de LERAT et nous devons dire d'abord que les figures équatoriales dessinées par notre élève, FIG. **78**, correspondent certainement à la réalité. Peut-on les interpréter dans le sens de HAECKER? Cela nous semble tout à fait impossible pour la raison que, au stade en litige, nous constatons, de chaque côté du

plan équatorial, non pas, ainsi que l'exigerait l'interprétation de Haecker, la moitié seulement du nombre haploïdique, mais bien le nombre réduit lui-même ou du moins des nombres approchants (suivant la façon dont la cellule a été entamée par le rasoir). Ces figures ne peuvent donc représenter que la séparation vers les pôles de deux groupes de $n/2$ « chromosomes-filles », longitudinalement divisés. Ajoutons que le *Cyclops strenuus*, d'après Braun lui-même (07), possède, comme nombre haploïdique, onze chromosomes; on ne voit pas comment ces chromosomes en nombre impair pourraient se disposer en une figure bisériale.

En ce qui concerne la seconde objection de Haecker, il est vrai que Lerat n'a pas observé la seconde cinèse [1]. Aussi n'a-t-il conclu à son sujet que par analogie avec d'autres objets, absolument concordants avec le *Cyclops* pour ce qui concerne la première cinèse. Et cette argumentation nous paraît encore légitime : car d'abord, Rueckert n'a pas *démontré* que la seconde cinèse comporterait une division transversale des chromosomes. D'autre part, il faut bien trouver une destinée à la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I et la ressemblance parfaite des figures de première cinèse dans le *Cyclops strenuus* avec celles d'autres objets nombreux où le schéma hétérohoméotypique est complètement établi, nous force à donner à la division longitudinale anaphasique, dans le *Cyclops strenuus*, le même sens qu'elle possède ailleurs.

Tout ce que nous venons de dire est confirmé par les observations récentes de Matschek, élève de Haecker lui-même, aboutissant à l'interprétation hétérohoméotypique non seulement pour le *Cyclops strenuus*, mais aussi pour divers autres Copépodes (page 276).

B. *Tétrades-croix et chromosomes qui s'y rattachent.*

De très beaux cas d'hétérohoméotypie nous sont encore fournis par les tétrades-croix. C'est d'ailleurs, — nous insistons sur ce point, — à l'interprétation hétérohoméotypique que se rallient la plupart des auteurs qui ont étudié ces aspects (Paulmier, Sinéty, Foot et Strobell, Struckman, Schreiner, Lefebvre et Mac Gill, Davis).

Les tétrades-croix se rencontrent principalement dans les Hémiptères, les Orthoptères, les Arachnides, les Myriapodes, quelquefois aussi dans les

(1) Lerat n'a pas dit, ainsi que le lui reprochent Haecker (07), Braun (07) et Matschek (08), que les cinèses de maturation s'accomplissent lorsque l'ovocyte est encore dans l'oviducte. Il a, au contraire, dit expressément qu'il n'a pu observer les ovocytes que jusqu'à la métaphase I.

vers (*Tomopteris*, *Allolobophora*, *Ophryotrocha*). Il est rare d'ailleurs que les chromosomes d'un même objet présentent tous la forme de tétrade-croix. A côté des croix, on trouve, dans un même noyau, des chromosomes à deux branches plus ou moins parallèles, ou entrelacées, divisées longitudinalement, FIG. **80** et **81**.

Nous avons défini, comme une des caractéristiques de l'hétérohoméotypie, la séparation, à la métaphase I, des deux branches des « chromosomes » diacinétiques. Pour étudier l'application du schéma hétérohoméotypique aux tétrades-croix, nous avons donc à rechercher, en premier lieu, les relations entre ces dernières et les chromosomes à deux branches. Or, il est certain que, examinées quelque temps avant la fin de la prophase, les tétrades-croix doivent être considérées comme constituées elles aussi de *deux branches*; seulement ici : 1) les deux branches, au lieu de demeurer parallèles ou entrelacées, divergent au contraire notablement l'une de l'autre par une extrémité jusqu'à se trouver sur le prolongement l'une de l'autre; 2) chaque branche est, toujours et très nettement, longitudinalement divisée; 3) les moitiés longitudinales d'une même branche se détachent plus ou moins l'une de l'autre au point de jonction des deux branches aboutées et produisent ainsi une forme de croix. En d'autres termes, les parties qu'il faut, dans les tétrades-croix, FIG. **79**, considérer comme homologues des *deux branches* constitutives des chromosomes ordinaires, ce ne sont pas les deux parties séparées par la longue fente longitudinale, mais celles qui sont séparées par la courte fente transversale (en prenant ces expressions dans un sens purement descriptif). Cette interprétation, qui est d'ailleurs admise par la plupart des auteurs qui ont étudié ces croix, résulte à toute évidence, de la comparaison entre les différentes formes voisines de chromosomes que l'on trouve dans un seul objet ou dans des objets divers, formes que l'on peut disposer en *une série graduée*. En effet, il est clair, dans les FIG. **80** et **81** de SUTTON pour le *Brachystola*, que les croix à bras égaux, FIG. **81**, *i*, *k*, doivent se décomposer en deux parties aboutées de même valeur que les deux bras longs des croix à bras inégaux, FIG. **80**, *i*, *j*, FIG. **81**, *f*; que, à leur tour, les deux bras longs des croix sont homologues des deux branches des chromosomes à chaton, en anneau ou en fer à cheval, FIG. **81**, *b*, *h*, *d*; que, enfin, celles-ci sont homologues des deux branches entrelacées et divisées des chromosomes ordinaires, FIG. **80**, *b*, FIG. **81**, *a*, *e*. Le même raisonnement peut s'appliquer

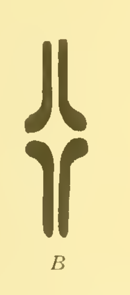
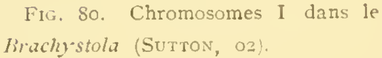


FIG. 79. Schéma des tétrades-croix.

à tous les objets montrant des tétrades-croix, par exemple à l'*Allolobophora*, d'après Foot et Strobell, fig. 86*a*.




Fig. 80. Chromosomes I dans le *Brachystola* (Sutton, 02).

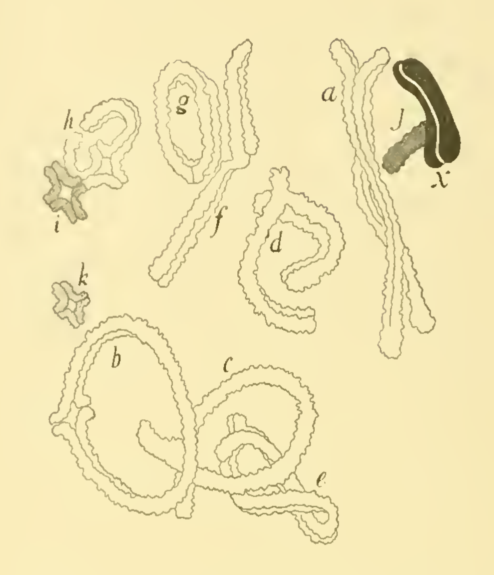


Fig. 81. Chromosomes I dans le *Brachystola* (Sutton).

Ajoutons d'ailleurs que, dans des objets dépourvus de croix, il n'est pas rare de rencontrer des chromosomes dont les deux branches sont extrêmement divergentes et même aboutées, fig. 2.

A vrai dire, dans la série des formes chromosomiques que peut présenter un même objet, *il n'y a pas moyen de dire* où commence la véritable tétrade-croix et où cesse le chromosome simplement à deux branches longitudinalement divisées. La transition est continue, en passant par les chromosomes « à chaton ». Et il est évident que *les tétrades-croix ne sont qu'une variété de chromosomes à deux branches.*

Pour examiner, en second lieu, la façon dont se comportent, à la métaphase I, les tétrades-croix, il ne faut pas s'adresser aux objets dans lesquels les tétrades-croix prennent la forme de quatre chromatides presque sphériques. Il sera alors fort difficile de décider la valeur morphologique des portions qui se séparent à la première métaphase (1). Il faut, au contraire, étudier les objets où les tétrades-croix se conservent clairement jusqu'à la métaphase et surtout ceux où elles se trouvent associées avec des chromo-

(1) Il faut d'ailleurs ajouter que, si l'on compare les photogrammes de Foot et Strobell avec les dessins de Paulmier pour un seul et même objet, l'*Anasa tristis*, on se rend compte que les tétrades à chromatides prétendûment sphériques ou ovales ont été schématisées.

somes à chaton ou des chromosomes constitués simplement de deux branches longitudinalement divisées. On pourra alors élucider le sort des tétrades-croix par comparaison avec les autres chromosomes. Des objets de ce genre sont : le *Tomopteris* et l'*Ophryotrocha* (SCHREINER, 06 et 06); l'*Allolobophora* et l'*Anasa* (FOOT et STROBELL, 05 et 07). Or, dans ces objets, on constate aisément, FIG. **82, 83, 84, 85, 86*a*, 86*b***, que, dans les tétrades-croix

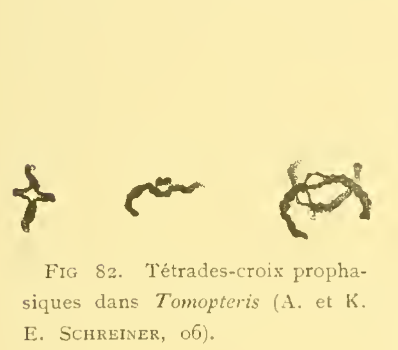


FIG 82. Tétrades-croix prophasiques dans *Tomopteris* (A. et K. E. SCHREINER, 06).



FIG. 83. Métaphase 1 dans le *Tomopteris* (SCHREINER, 06).

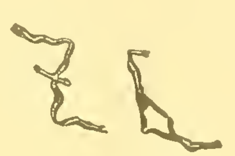


FIG. 84. Tétrades-croix prophasiques dans *Ophryotrocha* (SCHREINER, 06).

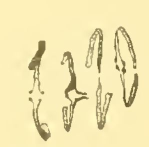


FIG. 85. Métaphase 1 dans *Ophryotrocha* (SCHREINER, 06).

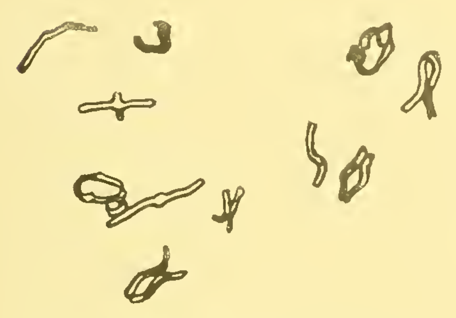


FIG. 86 *a*. Chromosomes diacinétiques dans *Allolobophora fœtida* (FOOT et STROBELL, 05).

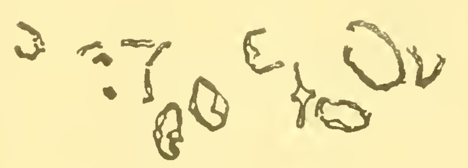


FIG. 86 *b*. Chromosomes de la métaphase 1 dans *Allolobophora* (FOOT et STROBELL, 05).

comme dans les chromosomes à chaton, ce sont *les deux branches* qui se séparent vers les pôles à la première cinèse, conservant très nette leur fente. Puisqu'il en est ainsi dans les objets qui se prêtent à l'analyse, il n'y a pas de doute qu'il faille admettre la validité de cette interprétation pour tous les objets à tétrades-croix.

En troisième lieu, il résulte des travaux que nous venons de citer que la seconde cinèse sépare, vers les pôles, les moitiés longitudinales des chromosomes-filles de la première.

En résumé, le schéma hétérohoméotypique s'applique complètement aux tétrades-croix et aux chromosomes qui leur sont homologues. A vrai dire même, il s'y applique plus « élégamment » qu'ailleurs, car ici les branches chromo-

somiques montrent, sans interruption, depuis la prophase I, la fente longitudinale qui dessine les futurs chromosomes-filles de la seconde cinèse.

L'interprétation hétérohoméotypique est rejetée par MAC CLUNG, et par SUTTON pour les Orthoptères, par BLACKMAN pour les Myriapodes, ces auteurs admettant que la première cinèse sépare les moitiés longitudinales des deux branches, grâce à une *insertion juxtaposée* de celles-ci au fuseau. Mais nous avons relevé déjà, en 1905, que SUTTON ne fait qu'énoncer son interprétation et que, d'autre part, les figures de MAC CLUNG ne démontrent pas son hypothèse. Au contraire, DE SINÉTY a établi, dans les Orthoptères, une insertion superposée, et depuis cette conclusion a été confirmée par FARMER-MOORE, SCHREINER, OTTE, DAVIS, FIG. **69, 71**. BLACKMAN, d'autre part, n'apporte en faveur de son interprétation qu'une raison « a priori » dont personne ne reconnaîtra la valeur : la première cinèse, dit-il, sépare les moitiés de la division longitudinale, puisque c'est celle-ci qui apparaît d'abord dans les croix. Même si ce dernier point était démontré, — et ce n'est pas le cas, — la raison donnée ne prévaudrait pas contre l'observation directe.

§ 2. Généralisation du schéma hétérohoméotypique.

Après avoir contrôlé, pour toute une série d'objets, la réalité du schéma hétérohoméotypique, nous allons passer en revue les descriptions divergentes qui, si elles étaient établies, interdiraient de généraliser ce schéma et de l'étendre à tous les organismes.

Les descriptions opposées au schéma hetérohoméotypique sont :

1) Celles qui admettent la présence, à la diacinèse, d'un *nombre diploïdique de chromosomes à deux branches*, soit qu'elles comportent ensuite une préréduction (KORSCHELT, OETTINGER), soit qu'elles impliquent une postréduction (*Primaertypus* de GOLDSCHMIDT).

2) Celles qui excluent la séparation, à la métaphase I, des branches chromosomiques, soit que les deux branches s'insèrent en juxtaposition (MAC CLUNG, SUTTON, BONNEVIE, SYKES), soit qu'elles se placent parallèlement à l'axe du fuseau pour s'y couper transversalement (DUBLIN).

3) Celles qui, décrivant des tétrades-bâtonnets, comportent soit une postréduction (RUECKERT, HAECKER, POPOFF), soit une préréduction (GOLDSCHMIDT).

4) Celles qui, décrivant des chromosomes à deux branches, comportent une division transversale postréductionnelle de ces branches à la seconde cinèse (GRIFFIN, VAN DER STRICHT).

5) L'interprétation synmixique de HAECKER.

6) Les descriptions qui admettent, soit à la seconde cinèse seulement, soit même aux deux cinèses, une division transversale de chromosomes bivalents (GROSS, SCHAEFER, OTTE).

7) La synmixie spéciale de WILKE.

8) Les descriptions de CARNOY et LEBRUN, de LEBRUN, de KING, pour l'ovogénèse des Batraciens, comportant des chromosomes I non formés de deux branches.

9) Enfin il faut mentionner ici aussi la description de BONNEVIE pour le *Nereis*, le *Thalassema*, le *Cerebratulus*.

De ces interprétations et descriptions, quelques-unes ont été examinées dans notre travail de 1905 et nous n'avons rien à ajouter aux raisons par lesquelles nous avons montré alors qu'à notre avis elles ne peuvent passer pour établies et même qu'elles sont validement contredites par des observations plus complètes sur les mêmes objets ou sur des objets voisins. C'est le cas pour la description de DUBLIN (ce que nous en avons dit s'applique à la description plus récente de GEROULD); pour celle de GRIFFIN [1] et de

[1] BONNEVIE (08_2) nous reproche d'avoir, à la légère (nach einer kurzen Ueberlegung), révoqué en doute les données (die Angaben) de GRIFFIN. On nous permettra de nous défendre contre ce reproche tout à fait injustifié.

Nous avons expressément admis la rectitude de la description et de l'interprétation de GRIFFIN sur les points suivants, qui sont importants : la séparation, à la première métaphase, des deux branches chromosomiques, grâce à une insertion superposée; les figures d'anaphase I; toute l'évolution de la seconde cinèse, comportant la séparation des moitiés constitutives des chromosomes-filles I.

Le seul point (« die Angabe » et non pas « die Angaben ») où nous avons cru pouvoir nous séparer de GRIFFIN concerne le *mode d'insertion* des branches chromosomiques au fuseau I, GRIFFIN ayant admis pour tous les chromosomes une insertion médiane, tandis que nous trouvons dans ses figures mêmes des preuves que l'insertion peut être variable : terminale, intermédiaire ou médiane. Cette question, on le sait, est capitale pour l'interprétation des figures d'anaphase.

Pour démontrer ce point, nous avons fait appel à certaines figures dessinées par GRIFFIN, montrant des insertions variables, mais que l'auteur considère comme « *unusual* », n'admettant comme « typiques » que les insertions médianes.

Nous avons fait remarquer que la comparaison de ces figures avec les formes observées dans de nombreux objets montre qu'elles n'ont rien d'anormal, qu'elles ne sont pas, ainsi que le pense GRIFFIN, des figures non-typiques et que, par conséquent, il faut en tenir compte dans l'interprétation des cinèses.

Or, BONNEVIE, en nous reprochant d'avoir dit que ces figures sont « absolument typiques », paraît comprendre que nous avons voulu signifier par là que ces formes sont « très fréquentes ». Notre texte prouve suffisamment que notre expression voulait indiquer que ces formes sont tout aussi normales que celles qui, d'après l'expression de GRIFFIN, seraient les seules typiques.

J'ajoute une autre remarque : BONNEVIE rapproche l'interprétation de GRIFFIN de celles de MAC CLUNG et de SUTTON. Il y a là une confusion complète : GRIFFIN admet une *insertion superposée* des deux branches à la métaphase I, branches qu'il considère comme des moitiés longitudinales

Van der Stricht (contredites par les observations de Nekrassoff, de Janssens-Elrington, de Schockaert, des Schreiner); pour l'interprétation de Carnoy-Lebrun, de Lebrun (ce que nous en avons dit, s'applique aux observations plus récentes de King). Nous avons aussi en 1905, et ici même, page 289, 296, dit pourquoi les interprétations de Mac Clung et de ses élèves et celle de Sutton, loin d'être établies, doivent au contraire être abandonnées en présence des observations plus complètes et plus claires de de Sinéty, de Farmer-Moore, de Davis, se rapportant elles aussi aux Orthoptères et concluant au schéma hétérohoméotypique. Nous n'avons pas à revenir non plus sur l'interprétation de Sykes et il ne nous reste plus à nous occuper que des autres descriptions qui sont opposés au schéma hétérohoméotypique. Nous allons voir qu'elles n'apportent pas d'objection valable à la généralisation de ce schéma (1).

I. Préréduction sans pseudoréduction prophasique (page 246).

Nous avons, en 1905, indiqué les raisons qui nous faisaient dès lors douter de la rectitude de l'interprétation de Korschelt pour l'*Ophryotrocha puerilis*. Depuis cette époque, l'étude de cet objet a été reprise par nous-même pour la spermatogénèse [Grégoire et Deton (06)], et, presque en même temps, d'une façon plus complète, par les Schreiner (06), pour la spermatogénèse et l'ovogénèse : ces recherches nouvelles ont non seulement montré que les figures de l'*Ophryotrocha* sont absolument identiques à celles des autres objets, fig. **84**, **85** et **87**, mais de plus, elles ont fait rentrer cet objet dans le schéma hétérohoméotypique. Elles ont montré que le nombre normal y est de 8 et non pas de 4, comme le pensait Korschelt; que le nombre 4 des « chromosomes » strepsitènes et des « chromosomes » à deux branches de la diacinèse, fig. **87**, *a*, *b*, correspond donc bien au nombre haploïdique; que, à la métaphase I, les « chromosomes » se dissocient en leurs branches, fig. **87** *c*, et fig. **84** et **85**; que ces branches elles-mêmes montrent

destinées à se couper transversalement à la seconde cinèse. Mac Clung, au contraire, admet une *insertion juxtaposée* des deux branches qu'il considère comme des tronçons transversaux du spirème, destinés à se séparer l'un de l'autre à la seconde cinèse.

(1) Nous ne parlons pas ici de l'interprétation de Marcus (06), trop incomplète pour ce qui concerne la seconde période. Nous avons aussi trouvé inutile d'examiner à nouveau certaines interprétations très incomplètes ou très spéciales, déjà étudiées dans notre mémoire de 1905 et dont de nouvelles recherches ont montré l'insuffisance. Telles sont la description de Mattiesen (04) et d'autres.

une division longitudinale anaphasique très nette, FIG. **87**, *d*, et FIG. **85**; que cette fente longitudinale persiste dans les chromosomes de l'intercinèse pour devenir effective à la seconde métaphase, FIG. **87**, *e*.



FIG. 87. Spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis* (*a*, *b*, *c*, d'aprés GRÉGOIRE et DETON, 06; *d*, *e*, d'après A. et K. E. SCHREINER, 06).

L'interprétation de KORSCHELT a été reprise récemment par son élève OETTINGER pour le *Pachyiulus*; mais nous ne possédons encore qu'une note préliminaire (¹).

2. Postréduction sans pseudoréduction prophasique (page 247).

Cette hypothèse a eu pour appui principal les observations de GOLDSCHMIDT (05) sur l'ovogénèse de *Zoogonus mirus*. Les SCHREINER (08), après avoir étudié les préparations de GOLDSCHMIDT, proposèrent des données numériques toutes différentes de celles du professeur de Munich : admettant, avec GOLDSCHMIDT, la présence de 10 chromosomes diacinétiques (ou même un nombre plus élevé), les SCHREINER se séparent de



FIG. 88. Métaphase somatique, en vue polaire, dans *Zoogonus mirus* (GRÉGOIRE, 09).

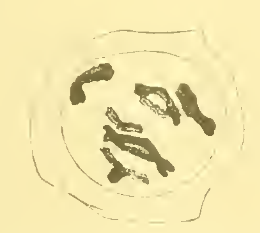


FIG. 89. Diacinèse dans la spermatogénèse de *Zoogonus* (GRÉGOIRE, 09).



FIG. 90. Métaphase I dans la spermatogénèse de *Zoogonus* (GRÉGOIRE, 09).

(¹) Le mémoire *in extenso* a paru en janvier 1910, nous en dirons un mot dans notre appendice.

lui en fixant le nombre normal, non pas à 10, mais à 20 ou plus. Les auteurs norvégiens concluent de là que le nombre haploïdique apparaît dès la prophase I et ils admettent qu'il se produit une pseudo-réduction prophasique, suivie d'une préréduction. GOLDSCHMIDT, dans un nouveau mémoire (08), maintient l'exactitude de ses données numériques et la validité de son interprétation.

GOLDSCHMIDT ayant eu l'aimable pensée de mettre à notre disposition ses préparations, nous avons pu les étudier à loisir (1). Nous sommes arrivé (09) à montrer que le nombre somatique n'est pas de 20 ou plus, comme le fixent les SCHREINER, mais que néanmoins il est un peu supérieur



FIG. 91. Métaphase I dans l'ovogénèse de *Zoogonus* (GRÉGOIRE, 09).



FIG. 92. Intercinèse dans *Zoogonus mirus*. En haut de la figure, les chromosomes spermatiques (GRÉGOIRE, 09).

à 10, contrairement à ce que pense GOLDSCHMIDT. Nous le trouvons de 12, FIG. **88**. D'autre part, le nombre de « chromosomes » à la diacinèse et à la métaphase I, tant dans la spermatogénèse que dans l'ovogénèse, n'est pas, — ainsi que l'admettent d'un commun accord GOLDSCHMIDT et les SCHREINER, — de 10 (ou plus, pour les SCHREINER), mais seulement de 6, FIG. **89**, **90**, **91**. Le nombre haploïdique apparaît donc dès la prophase I. D'autre part, malgré l'insuffisance de matériel, nous avons pu constater que les figures de diacinèse, de métaphase I, FIG. **89**, **90**, **91**, d'intercinèse,

(1) Nous tenons à remercier encore une fois notre collègue pour sa délicate attention et pour l'autorisation, qu'il nous a aimablement accordée, de publier nos résultats. C'est un bel exemple de désintéressement scientifique.

FIG. **92**, et de seconde cinèse sont, non seulement tout à fait semblables aux figures classiques, mais aussi absolument concordantes avec le schéma hétérohoméotypique et nous avons pu conclure que c'est bien à ce schéma que se conforme la maturation dans le *Zoogonus mirus*.

D'autres observations favorables au « *Primærtypus* » concernent les Protozoaires. Nous ne nous y arrêtons pas ici.

Enfin, la note préliminaire de DOWNING (09) sur l'*Hydra* ne contenant pas de figures, il est impossible de se faire une opinion sur cet objet (1).

3. Tétrades-bâtonnets avec postréduction (page 257).

C'est principalement pour le groupe des Copépodes et surtout pour le *Cyclops strenuus* que cette interprétation a été proposée. Or, nous avons déjà, plus haut, en répondant aux objections de HAECKER, montré que les observations de LERAT permettent de conclure, pour le *Cyclops strenuus*, à la thèse hétérohoméotypique, en ce qui concerne la première cinèse. Et cela suffit, nous l'avons vu, à faire révoquer en doute l'interprétation postréductionnelle pour cet objet.

Cependant, HAECKER (07) insiste encore, en faveur de la postréduction, sur la fente transversale que l'on observerait dans les branches des « chromosomes » diacinétiques. Nous devons dire que nous n'arrivons pas à voir pareille fente dans les préparations de LERAT, FIG. **93** et **93***bis*; d'ailleurs, la forme même des chromosomes à la diacinèse et à la métaphase, FIG. **78**, **93**, **93***bis*, semble s'opposer à la présence d'une fente transversale efficace. Enfin, c'est ici le lieu de rappeler les cas assez nombreux où on observe des « tétrades » dans les cinèses somatiques. Quelle que soit, dans ces cas, la signification de la fente transversale, il est certain qu'elle ne constitue pas une préparation de chromosomes-filles. Et c'est



FIG. 93. Fin de la prophase I, dans l'ovocyte du *Cyclops strenuus* (LERAT, 05).



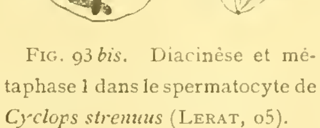


FIG. 93 *bis*. Diacinèse et métaphase I dans le spermatocyte de *Cyclops strenuus* (LERAT, 05).

(1) Le travail *in extenso* vient de paraître. Nous en parlerons dans l'appendice.

pourquoi la présence de pareilles fentes dans les « chromosomes » maturatifs n'autorise, *par elle-même*, aucune conclusion [1].

L'interprétation hétérohoméotypique pour les Copépodes a été confirmée par les SCHREINER (06) et, chose importante, par MATSCHEK (un élève de HAECKER lui-même). La seule différence entre la description de ce dernier auteur et la nôtre, c'est qu'il admet, dans chaque branche des « chromosomes » diacinétiques, une fente transversale : seulement elle demeure inopérante et l'auteur n'en explique pas la signification [2].

La postréduction avec tétrades-bâtonnets est encore maintenue par POPOFF (07) pour la *Paludina*. Or, il faut remarquer que l'unique appui de l'auteur, ce sont les formes en tétrades que montreraient les chromosomes I à la métaphase. POPOFF n'a pas suivi les évènements ultérieurs, il n'a observé ni l'anaphase I ni la seconde cinèse. Cela étant, la présence de la fente transversale, même si elle est réelle, ne pourrait servir d'argument pour la postréduction dans la *Paludina* que si on avait, dans d'autres cas, démontré que cette fente devient efficace à la seconde cinèse. Or, il n'existe *aucune* démonstration de ce genre. Ajoutons d'ailleurs que la forme des tétrades de POPOFF semble bien correspondre à un ramassement de la matière chromatique aux extrémités des branches chromosomiques, ramassement qui, on le sait, se produit souvent dans les chromosomes maturatifs (voir BONNEVIE, 08) [3].

Il n'existe donc aucun cas dûment établi de postréduction avec tétrades-bâtonnets; au contraire, c'est le schéma hétérohoméotypique qui explique le mieux les aspects connus.

4. Tétrades-bâtonnets avec préréduction (page 259).

Les observations de GOLDSCHMIDT sur le *Dicrocœlium* en faveur de ce type de réduction nous paraissent trop incomplètes encore pour pouvoir asseoir une opinion définitive. D'abord, la FIG. 52, qui devrait représenter

(1) Il faut remarquer d'ailleurs que, d'après les recherches récentes de SCHILLER, de faibles influences suffisent pour faire apparaître ces fentes.

(2) Dans un mémoire tout récent, un autre élève de HAECKER, BRAUN (09), admet aussi, pour les *Cyclops*, le schéma hétérohoméotypique.

(3) Nous ne rappelons que pour mémoire les tétrades décrites par VOM RATH dans les Orthoptères. Nous avons, en 1905, exprimé l'avis que la description de l'auteur était trop schématique pour être encore tenue en considération. HAECKER (08) nous a reproché notre sévérité. Tous les travaux récents sur les Orthoptères nous ont cependant donné raison, ainsi que BUCHNER le faisait ressortir dans son mémoire tout récent.

une métaphase, est bien irrégulière pour qu'on puisse en conclure quelque chose touchant le mode de partage des chromosomes et touchant l'origine des chromosomes-filles de la FIG. **94**. En second lieu, de la FIG. **95** où le noyau, encore fermé, contient des chromosomes à deux branches, l'auteur passe directement à la FIG. **52** où le fuseau est tout formé et porte des chromosomes en tétrades. Or, il y a entre ces deux stades toute une évolution : aussi, en admettant même que les tétrades sont authentiques, il est difficile d'établir les relations qui existent entre leurs éléments et les deux branches


FIG. 94. Anaphase I dans le *Dicrocœlium* (GOLDSCHMIDT, 08).


FIG. 95. Chromosomes diacinétiques dans le *Dicrocœlium* (GOLDSCHMIDT, 08).


FIG. 96. Chromosomes I dans le *Dicrocœlium* (GOLDSCHMIDT, 08).

des chromosomes de la FIG. **95**. Il est vrai que GOLDSCHMIDT décrit déjà une fente transversale dans les anses chromosomiques des étapes antérieures, FIG. **51**. Mais outre que cette fente pourrait s'expliquer de la façon que nous verrons bientôt, il faut remarquer que les chromosomes de la FIG. **96**, à peine plus avancés que ceux de la FIG. **51**, n'en montrent aucun indice.

Ce sont là toutes raisons qui nous empêchent de nous rallier à l'interprétation de GOLDSCHMIDT et nous font désirer de voir le *Dicrocœlium* étudié avec plus de détails.

Il faudrait mentionner ici la description de STRUCKMAN (05) pour le *Strongylus* : l'auteur y décrit en effet des tétrades-bâtonnets issues de la segmentation transversale d'un chromosome à deux branches. Seulement l'auteur dessine d'autre part des tétrades-croix et nous sommes convaincu que tous les chromosomes du *Strongylus* sont homologues de tétrades-croix et qu'ils se forment et se comportent comme ces dernières (v. p. 293).

5. L'interprétation synmixique de Haecker (page 269).

Notons avant tout que HAECKER (07) ne considère plus son interprétation que comme « die nächstliegende Deutung ».

Au sujet de la première cinèse, nous avons déjà dit, en 1905, que les » figures bisériales « de l'auteur paraissent correspondre à de vraies métaphases, et qu'elles montrent deux branches chromosomiques longitudinalement divisées en train d'émigrer vers les pôles. Notre interprétation a reçu une confirmation par le travail de MATSCHEK lui-même sur d'autres *Cyclops*. — Nous venons de rappeler d'autre part le peu d'importance qu'il faudrait attribuer à la simple constatation de fentes transversales dans les chromosomes.

En ce qui touche les échanges synmixiques de la seconde cinèse, voici les raisons qui, bien que nous n'ayons pas vu nous-même les images du *Cyclops viridis*, nous empêchent cependant d'admettre ces échanges. D'abord, le principal argument de HAECKER réside dans les formes chromosomiques en X, constatées durant l'intercinèse. Or, ces formes se retrouvent chez beaucoup d'autres objets chez lesquels, d'autre part, il est certain que la seconde cinèse sépare les deux branches croisées elles-mêmes. C'est le cas pour les végétaux, pour l'*Amphiuma*, l'*Aplysia*, l'*Enteroxenos*, le *Zoogonus*, le *Thysanozoon* et d'autres. En second lieu, la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I, si elle existe réellement, — ainsi que nous le font penser les figures de l'auteur pour la première cinèse, — ne s'accorderait pas avec l'hypothèse d'une seconde cinèse synmixique, telle du moins qu'elle est décrite par HAECKER. Enfin, MATSCHEK admet, pour la seconde cinèse de plusieurs Copépodes, l'interprétation hétérohoméotypique et il paraît hésiter en ce qui concerne l'application de l'hypothèse de HAECKER même au *Cyclops viridis* (1).

6. Interprétations synmixiques de Gross, Schaefer et Otte (page 271).

Nous ne pouvons non plus considérer comme établies ni même comme probables les interprétations que nous mentionnons dans notre titre.

1. *Syromastes et Pyrrochoris* (GROSS).

L'interprétation équationnelle de la première cinèse, proposée par GROSS, repose sur une explication toute spéciale de l'origine et de l'évolution des tétrades-croix; or, cette explication non seulement contredit toutes

(1) Les critiques que nous avons faites dans le texte sont devenues inutiles, car un mémoire tout récent de BRAUN (09), élève de HAECKER, contient, en appendice, une description hétérohoméotypique du *Cyclops viridis* lui-même.

les autres descriptions de tétrades-croix, mais de plus est présentée par son auteur comme une simple hypothèse. — En ce qui concerne la seconde cinèse, l'interprétation synmixique de Gross suppose que les chromosomes formés de deux branches se couchent sur le fuseau, parallèlement au grand axe de celui-ci et y subissent une division transversale. Nous devons dire d'abord que les chromosomes de ces animaux sont peut-être trop petits pour permettre de se rendre compte, avec précision, de leur constitution et de leurs allures. Nous ajouterons néanmoins que nous avons pu nous-même nous convaincre [1], en examinant des figures de métaphase I dans le *Pyrrochoris*, que les chromosomes n'y présentent pas des formes si régulièrement uniformes que dans les dessins de Gross, mais qu'au contraire, on y retrouve des formes variées analogues à celles que l'on observe dans les chromosomes plus longs des autres objets. Les images de la métaphase I sont certainement un peu schématisées dans les dessins de Gross et nous pensons qu'il en est de même pour la seconde cinèse. L'interprétation de Gross est d'ailleurs contredite par tous les auteurs qui ont étudié les Hémiptères.

2. *Dytiscus* (Schaefer).

L'interprétation de Schaefer est contredite par celle de Henderson, parue quelque temps après. Nous ne voulons pas dire que les figures de Henderson élucident définitivement cet objet ; elles suffisent néanmoins à montrer que l'interprétation de Schaefer n'est pas établie. Nous ferons de plus remarquer que les figures désignées par Schaefer sous le nom de métaphase I et II ne représentent pas de vraies métaphases, mais seulement les chromosomes de la fin de la prophase, au moment où ils vont s'insérer au fuseau. Il est donc impossible de décider, d'après ces figures, quelles sont les parties de chromosomes qui se séparent l'une de l'autre vers les pôles.

3. *Locusta* (Otte).

L'interprétation synmixique de Otte pour la première cinèse repose sur le repliement admis par l'auteur. Nous en parlerons seulement plus tard. — En ce qui concerne la seconde cinèse, les très belles figures de Davis (08), — fig. 77, 78, 79 pour le *Disosteira*, fig. 96, 97, 98 pour le *Stenobothrus*, — démontrent si nettement la dissociation, à la métaphase II, des

(1) Sur des préparations que nous devons à l'obligeance de notre ancien élève, M. Kowalski.

moitiés longitudinales des chromosomes-filles I [1], que nous ne pouvons douter qu'il n'en soit de même dans le groupe voisin des Locustides. Les figures 57, 58, 59 de OTTE, par lesquelles l'auteur veut démontrer que les chromosomes II, déjà doubles dans leur longueur, subissent un repliement, n'ont pas ce sens à notre avis. Ce que l'auteur a pris pour une fente longitudinale des chromosomes n'est qu'une trace de l'alvéolisation qu'ils ont subie pendant l'intercinèse.

7. Interprétation de Wilke (page 272).

Plusieurs raisons nous empêchent de tenir pour démontrée l'interprétation si spéciale de WILKE : d'abord, le seul appui de l'auteur résiderait dans ses numérations de chromosomes pour les spermatogonies et les spermatocytes, d'après *des vues polaires* de couronne équatoriale : or, nous ne sommes pas convaincu que l'auteur n'a pas pris des spermatocytes I pour des spermatogonies; ensuite, l'hypothèse d'une conjugaison de moitiés de chromosomes est appuyée de trop peu de figures : entre la figure 30 d'un côté, et, d'autre part, la figure 31 et la Textfig. Q, il y a une très grande lacune; enfin, il serait bien étonnant que des tétrades-croix absolument analogues à celles qu'on trouve ailleurs en nombre réduit fussent ici produites en nombre normal complet.

8. Interprétation de Bonnevie pour le Nereis (page 274).

Nous avons rangé cette interprétation dans les oppositions au schéma hétérohoméotypique, parce que, bien que BONNEVIE adopte, au fond, ce schéma, néanmoins elle interprète autrement que nous les figures d'anaphase I, où nous pensons voir la manifestation d'une division longitudinale des chromosomes-filles I, nous voulons dire les **V** simples, les **V** caudés, les **V** doubles.

Or, il nous paraît que l'interprétation de BONNEVIE repose principalement sur des hypothèses. Elle se base d'abord sur le mécanisme admis par l'auteur pour expliquer comment, à l'aide de ses chromosomes prophasiques « en croix », FIG. 58, se forment des chromosomes métaphasiques à insertion terminale et à insertion médiane. En ce qui concerne ce dernier cas, il n'y a rien à objecter à l'interprétation de BONNEVIE et elle est d'ailleurs admise

[1] Dans leurs mémoires récents, GÉRARD (09) et BUCHNER (09) ont adopté la même interprétation. — Les figures 40 à 45 de ROBERTSON (08) montrent aussi très clairement que, dans le *Syrbula*, la seconde cinèse sépare les deux branches parallèles qui constituent chaque chromosome II.

par tout le monde. Mais en ce qui touche les chromosomes à insertion terminale de l'auteur, rien n'est moins démontré que le rabattement des „ bras de la croix " admis par BONNEVIE. Les chromosomes à insertion terminale, FIG. 59, *d*, pourraient tout aussi bien, ainsi que cela est clair dans foule d'autres objets, résulter simplement du *raccourcissement des deux branches des chromosomes prophasiques*, s'insérant ensuite réellement par une extrémité. Il est vrai que ces chromosomes à insertion terminale montrent quatre filaments juxtaposés, mais cela pourrait très bien représenter les deux branches fendues longitudinalement, BONNEVIE admettant d'ailleurs la présence d'une fente longitudinale dans les branches des chromosomes prophasiques. Si BONNEVIE n'a pas songé à cette interprétation, c'est que, par une nouvelle hypothèse, elle interprète les croix prophasiques elles-mêmes comme formées de *quatre éléments* se rencontrant en un point. Or, les figures 1, 2 et 3 de BONNEVIE (la FIG. 58 reproduit la fig. 2 de l'auteur) et leur comparaison avec celles des autres auteurs montrent qu'il y a là simplement *deux branches* juxtaposées en anneau, ou *croisées* ou *entrelacées*. Les types des fig. 1 et 3 de l'auteur, FIG. 97, sont, dit-elle, relativement rares. Cela n'empêche pas qu'ils doivent eux aussi entrer en ligne de compte dans l'interprétation de l'objet.

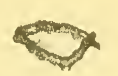


FIG. 97. Un des chromosomes de la figure 3 de BONNEVIE (08_2).

L'explication de l'auteur pour les figures d'insertion n'est donc pas démontrée.

En second lieu, l'explication des V caudés et des V doubles par un *glissement du point d'insertion* dans les V simples est aussi purement hypothétique. Il y a plus : il faut noter que, d'après l'auteur, la seconde cinèse et les cinèses de segmentation comporteraient, comme la première cinèse, des modifications graduelles dans l'insertion d'un même chromosome. Or, les cinèses de segmentation et la seconde cinèse montrent bien, il est vrai, des *bâtonnets caudés* à l'anaphase, mais jamais de V *caudés* ni de V *doubles*. C'est donc que ces dernières formes ne correspondent pas à un simple changement d'insertion — phénomène commun aux diverses cinèses, d'après BONNEVIE, — mais appartiennent en propre à la première cinèse de maturation. Il est vrai que BONNEVIE répondra qu'aux cinèses postérieures, les bâtonnets caudés sont en réalité des V caudés dans lesquels les branches se rapprochent intimement. Mais cela encore est simplement affirmé par l'auteur et, nous l'avons vu, n'est pas démontré. Notons enfin que l'auteur même ne peut donner que comme vraisemblable son explication

des V doubles par un changement d'insertion et que sa fig. 7 pour le *Nereis*, montrant des V caudés et des V doubles, ressemble bien fort à sa fig. 92 pour l'*Amphiuma* (09_1) : or, dans ce dernier objet, BONNEVIE admet comme origine des V caudés et des V doubles une division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I.

Pour ces raisons, nous ne pouvons pas considérer comme établie l'interprétation de BONNEVIE.

En résumé et comme conclusion de ce premier chapitre :

Il est certain que le *schéma hétérohoméotypique* se vérifie dans la *très grande majorité* des objets et nous voulons dire par là : *tous les végétaux* étudiés et un *grand nombre* d'animaux. Les objections que de rares auteurs ont faites contre son application dans ces objets ne l'ébranlent en aucune façon.

D'un autre côté, parmi les interprétations opposées, les unes, chose importante, ont été, par de nouvelles études, *corrigées* définitivement dans un sens hétérohoméotypique (*Ophryotrocha* et Annélides, *Enteroxenos*, *Cyclops* et Copépodes, Orthoptères, *Zoogonus*); les autres ou bien ne sont *pas établies* (*Paludina*, *Dicrocœlium*, *Nereis*, *Bufo*, *Pyrrochoris*, *Syromastes*, *Locusta*, *Dytiscus*, *Hydrometra*) ou bien même sont *contredites* par des études sur des objets identiques ou sur des objets voisins.

On peut dire que le schéma hétérohoméotypique a été constaté dans tous les objets qui sont assez clairs pour se prêter à cette étude et qui, d'autre part, ont été analysés complètement, tandis que, au contraire, on ne trouve actuellement d'opposition à ce schéma que dans des objets dont l'étude, trop incomplète, doit être reprise ou dans des objets dont l'observation est trop difficile, par suite des dimensions restreintes des chromosomes. Les interprétations proposées pour ces objets sont d'ailleurs fort variées et plusieurs sont tout à fait isolées.

Cela étant et puisque, d'autre part, les objets prétendument divergents montrent cependant des images *absolument semblables* aux images caractéristiques des objets où on constate, sans conteste, le schéma hétérohoméotypique, il nous paraît impossible de ne pas considérer ce schéma, non seulement comme s'appliquant à la grande majorité des objets, mais même comme représentant le *type général et unique des deux cinèses de maturation* [1].

[1] Nous ne nous sommes pas arrêté spécialement à l'*Ascaris megalocephala*, parce que les descriptions actuelles ne permettent pas de décider si les «dyades» qui se séparent à l'anaphase I sont les homologues des « branches » classiques. C'est néanmoins l'interprétation la plus vraisemblable.

Chapitre II.

FORMATION DES « CHROMOSOMES » DIACINÉTIQUES. ABSENCE DE REPLIEMENT ET DE MÉTASYNDÈSE.

Puisque la seconde cinèse est équationnelle, la question de la réduction se trouve donc ramenée à celle-ci : quelle est l'origine et la valeur des deux branches chromosomiques que sépare, dans chaque « chromosome » diacinétique, la première métaphase (1).

Nous avons déjà résumé, page 279, les diverses interprétations concernant la formation des chromosomes diacinétiques. De ce que nous avons dit alors, il résulte que la présente question se subdivise en deux : en premier lieu, comment les « chromosomes » diacinétiques se forment-ils aux dépens des anses pachytènes : les deux branches résultent-elles du « dédoublement longitudinal » ou bien proviennent-elles d'un repliement (en élargissant cette dénomination pour désigner que les deux branches représentent deux tronçons transversaux du spirème). En second lieu, comment prennent naissance les anses pachytènes elles-mêmes et quelle est la valeur des « moitiés » du « dédoublement longitudinal »?

Dans ce chapitre nous n'envisagerons que le premier point.

§ I. Etat de la question.

Les auteurs qui considèrent les deux branches diacinétiques comme provenant du « dédoublement longitudinal » se sont toujours basés principalement sur cette argumentation : en suivant, pas à pas, l'évolution des anses chromosomiques, depuis l'instant où apparait le dédoublement longitudinal jusqu'au moment de la diacinèse, on ne cesse de distinguer les deux filaments, souvent entrelacés, provenus du « dédoublement » lui-même, on les voit se raccourcir et se condenser graduellement tout en demeurant distincts et devenir les branches, entrelacées, divergentes ou aboutées, des « chromosomes » diacinétiques.

Mais à cela, les partisans du repliement opposent d'assez nombreuses observations que nous allons grouper en plusieurs séries et auxquelles nous

(1) Nous comprenons dès maintenant, sous le nom de « branches » non pas seulement les deux branches parallèles ou entrelacées des « chromosomes » ordinaires, mais aussi les deux parties des tétrades-croix qui sont homologues des deux branches habituelles, ainsi que nous l'avons vu.

nous efforcerons de donner toute leur valeur. En les discutant ensuite, nous aurons l'occasion de mettre en pleine lumière la démonstration de l'absence de repliement.

Les arguments en faveur du repliement et de la métasyndèse.

1. Ce sont d'abord les observations d'après lesquelles on verrait *s'oblitérer la fente longitudinale* des cordons chromatiques, tandis que ceux-ci prendraient la forme de « loops » ou d'anses, orientées en une *seconde contraction*, ou second synapsis, et rapprocheraient ensuite, en les entrelaçant, leurs deux branches paraissant indivises, FIG. 34 et 43. Cela est décrit, ainsi que nous l'avons vu, principalement pour les végétaux, par FARMER et MOORE, FARMER et SHOVE, MOTTIER, SCHAFFNER, GREGORY, LEWIS, M. WILSON, et aussi pour certains animaux par MONTGOMERY, FARMER et MOORE, MOORE et WALKER, MOORE et EMBLETON, WASSILIEF, ZWEIGER, ARNOLD. Dans la pensée des auteurs, cette interprétation représenterait le type le plus général [1].

Plusieurs des métasyndétistes dont nous parlons maintenant reprochent aux adversaires du repliement d'avoir négligé l'étude du stade de seconde contraction, pendant lequel on verrait la fente longitudinale disparaître tandis que se produit le rapprochement des deux branches des anses.

2. Le second groupe d'observations est encore plus favorable à l'hypothèse du repliement. Elles se rapportent exclusivement à quelques animaux et comprennent principalement des objets où se rencontrent des *tétrades-croix*. La caractéristique des cas de cette seconde catégorie consiste en ce que, contrairement aux objets de la première série, chacune des deux branches des chromosomes montre, pendant un long temps de la prophase, une *fente longitudinale très nette*. Or, en comparant les chromosomes à deux branches divisées longitudinalement, FIG. 98, *c*, et FIG. 99, *b*, avec le spirème dédoublé, FIG. 98, *a* et *b*, FIG. 99, *a*, il semble impossible de ne pas considérer la fente longitudinale de chacune des branches comme identique à la fente longitudinale du spirème et, par conséquent, il semble impossible de se refuser à admettre que les deux branches elles-mêmes résultent d'un repliement du spirème dédoublé. — Cela s'appliquerait à des chromosomes à deux branches parallèles (MAC CLUNG, MONTGOMERY, DAVIS), mais c'est surtout la considération des *tétrades-croix* qui semble donner une force toute spéciale à cette argumentation.

[1] Il faudrait placer ici aussi les descriptions, fort incomplètes, de NOWLIN (06) et de STEVENS (08), pour divers coléoptères.

Supposons, en effet, que l'on rejette, pour les tétrades-croix, l'hypothèse du repliement, on devra alors admettre que les deux branches abou-



Fig. 98. Prophase I dans le *Desmognathus* (Montgomery, 03) : *a* et *b*, les anses longitudinalement dédoublées; *c*, les chromosomes diacinétiques.



Fig. 99. Prophase I dans le *Stenobothrus curtipennis* (Davis, 09) : *a*, le dédoublement longitudinal; *b*, les chromosomes diacinétiques.

tées dans la tétrade ne représentent pas deux tronçons transversaux du spirème, mais les deux moitiés du dédoublement longitudinal, maintenant devenues très divergentes; il faudra donc, pour passer du spirème dédoublé aux tétrades-croix, admettre la série suivante de stades : 1) condensation des deux filaments entrelacés des anses strepsitènes, fig. **54**, *a*, jusqu'à prendre la forme de branches assez courtes, fig. **54**, *b*; 2) écartement graduel de ces deux branches par une de leurs extrémités, allant jusqu'à une divergence complète et jusqu'à les placer plus ou moins sur le prolongement l'une de l'autre, fig. **54**, *c*, *d*; 3) division longitudinale de chacune des deux branches et divergence des moitiés longitudinales au point où les deux branches se touchent, fig. **54**, *c*, *d*. C'est là une série longue de stades dont il semble qu'on ne trouve pas trace.

Au contraire, dans l'hypothèse du repliement, les tétrades-croix ne supposent pas une si longue évolution, elles s'expliquent tout simplement

par une segmentation transversale de l'anse chromosomique dédoublée, FIG. 53, *a*, *b*, et par un écartement des moitiés longitudinales au niveau de la fente transversale, FIG. 53, *c*. C'est ce qu'admettent MAC CLUNG et ses élèves, ROBERTSON, PINNEY, NOWLIN, PAULMIER, SUTTON, FOOT et STROBELL, BLACKMANN et d'autres (v. p. 261, 263).

3. D'autres observations, apparemment décisives pour la métasyndèse, ne concernent que quelques rares objets et sont plus spéciales. Le spirème, d'abord continu, ne subirait même pas de division longitudinale bien nette. Il se montrerait bientôt constitué d'une chaîne de bâtonnets chromatiques en nombre égal au nombre normal spécifique, FIG. 45. Puis, en se coupant transversalement en n/2 tronçons formés chacun de deux de ces bâtonnets chromatiques, il fournirait les n/2 chromosomes à deux branches. Telles sont, pour les végétaux, les descriptions de GATES, de GEERTS et, pour les Batraciens, la description de KING. C'est ici aussi qu'il faut placer la description de YAMANOUCHI pour le *Fucus*, et de BIGELOW pour *Gonionemus*.

4. On a encore, en faveur du repliement, insisté sur les fentes transversales qui se montreraient au milieu de chacune des anses pachytènes (MONTGOMERY, GOLDSCHMIDT, LEFEBVRE et MAC GILL, POPOFF, WASSILIEF), FIG. 51 et 98, *b*.

5. C'est aussi par une métasyndèse qu'il faudrait expliquer l'origine des tétrades-bâtonnets.

6. On fait souvent ressortir la présence fréquente de chromosomes diacinétiques en anses continues, en boucles, en U, FIG. 8, 9, 10. Si les deux branches représentaient les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal, elles devraient être indépendantes l'une de l'autre à leurs deux extrémités; aussi la forme dont nous parlons ne peut, semble-t-il, s'expliquer que par un repliement.

7. Enfin l'hypothèse du repliement trouve encore un appui dans les descriptions d'après lesquelles les chromosomes somatiques s'uniraient deux à deux bout à bout dès la dernière télophase goniale, cette conception s'associant d'ailleurs, pour le reste des cinèses, avec des interprétations fort diverses. Telles sont, entre autres, les descriptions de MONTGOMERY, de DUBLIN, de STEVENS, de BLACKMANN. Même d'après plusieurs de ces auteurs, il n'y aurait pas de repos cytaire succédant à la dernière anaphase goniale, mais les chromosomes passeraient immédiatement au stade des anses pachytènes.

Nous montrerons d'abord que, dans un bon nombre d'objets spécialement clairs, — et contrairement à des interprétations opposées se rapportant à ces mêmes objets, — les branches diacinétiques sont bien les produits du dédoublement longitudinal. Nous dirons ensuite pourquoi, à notre avis, le repliement n'est pas établi dans les autres objets et comment même ceux-ci peuvent être ramenés à notre interprétation.

§ II. Absence de « repliement » dans un groupe d'objets.

A. En ce qui concerne d'abord la *sporogénèse végétale*, nous avons récemment (07), après la publication du mémoire de Farmer et Moore, repris l'étude du point actuel dans le *Lilium speciosum*. L'avantage du *Lilium* au point de vue actuel est double : d'abord, la disposition strepsinématique y est fort accentuée : les « moitiés » longitudinales montrent une grande indépendance, grâce à leurs notables écartements et leurs larges entrelacements, fig. 100. Cela permet de suivre plus aisément la destinée des filaments longitudinaux. En second lieu, on retrouve facilement, dans le *Lilium*, fig. 101, *a*, *b*, *c*, les aspects que Farmer, Mottier et Schaffner désignent comme second synapsis et, par conséquent, on peut examiner si ces dispositions ont bien la portée que lui attribuent les auteurs



Fig. 100. Les anses strepsinématiques dans le *Lilium speciosum* (Grégoire, 07).



Fig. 101. Les étapes de la formation des chromosomes diacinétiques aux dépens des anses strepsitènes, dans le *Lilium speciosum* (Grégoire, 07).

que nous venons de citer. — Or, il est clair que, dans le Lys, ce sont les « moitiés longitudinales » qui, en se raccourcissant, deviennent les branches des chromosomes diacinétiques et qu'il ne s'y produit pas de repliement. Voici pourquoi :

Au moment où les anses chromosomiques se disposent en « seconde contraction », les deux moitiés longitudinales y sont encore extrêmement nettes, FIG. **101**, *a*. Or, *même durant toute la « seconde contraction »* et pendant toute l'étape de raccourcissement des anses, FIG. **101**, *a*, *b*, *c*, nous ne cessons de distinguer on ne peut plus nettement les deux filaments longitudinaux entrelacés. Loin de voir les deux bras des anses eux-mêmes se rapprocher graduellement et s'entrelacer, nous suivons, au contraire, le raccourcissement graduel des deux filaments entrelacés, toujours bien distincts, jusqu'à ce qu'ils soient devenus les deux branches des chromosomes diacinétiques, FIG. **101**, *d*.

On remarquera d'ailleurs que dans la FIG. **101**, *c*, le chromosome *a* est constitué de deux branches entrelacées qui sont certainement les deux futures branches diacinétiques et que néanmoins ce chromosome est encore disposé en anse de seconde contraction. Ce n'est donc pas un repliement de seconde contraction qui amène la formation des deux branches diacinétiques.

On voit donc que, pour le *Lilium speciosum*, nous échappons au reproche d'avoir négligé le stade de seconde contraction et que ce stade ne comporte pas le repliement décrit par les auteurs. Ajoutons d'ailleurs que cette disposition en « second synapsis » ne se rencontre pas toujours dans le *Lilium* et que, par conséquent, elle ne doit pas être considérée comme une étape nécessaire du développement des sporocytes.

Ce que nous venons de dire du *Lilium speciosum*, les observations de BERGHS (04, 05) que nous avons suivies de très près, nous forcent à l'appliquer à l'*Allium fistulosum*, au *Narthecium*, au *Convallaria*, plantes dans lesquelles, encore une fois, le strepsinéma est bien marqué et permet l'étude de l'évolution des « moitiés » du dédoublement longitudinal.

Les figures de MIYAKE (05), ALLEN (05), CARDIFF (06), YAMANOUCHI (07), LAGERBERG (09), ROSENBERG (09), OVERTON (09), LUNDEGARDH (09), — pour ne citer que des travaux postérieurs à ceux de FARMER-MOORE [1], —

[1] On pourrait y ajouter les travaux de SARGANT (96, 97), de GUIGNARD (99), de GRÉGOIRE (99), de STRASBURGER (00).

ne nous semblent pas moins démonstratives. Rosenberg, Lundegardh et Lagerberg n'ont d'ailleurs pas non plus observé de stade constant de seconde contraction.

Rosenberg (09) a confirmé notre interprétation par des mensurations qui, bien que seulement approchées, comme le dit l'auteur, sont cependant significatives. Si les anses dédoublées subissaient, à un moment donné, un repliement en deux, on devrait constater qu'en ce moment, la longueur des anses subit une réduction *brusque* de moitié. Or, en mesurant les anses aux stades successifs, Rosenberg constate que leur longueur diminue *graduellement* jusqu'au moment de la diacinèse.

B. *Spermatogénèse animale.* Si l'on excepte les objets à chromosomes en croix dont nous parlerons plus loin, on ne trouve ici, comme appui à la thèse du repliement, que des objets ne montrant pas, d'après les figures des auteurs, de strepsinéma bien typique, bien accentué et, au contraire, ce sont les objets où ce strepsinéma est bien dessiné, — c'est-à-dire dans lesquels les deux filaments résultant du dédoublement longitudinal sont bien nettement distincts l'un de l'autre, grâce à d'assez grands écartements, fig. **102**, — ce sont ces objets qui ont conduit à notre thèse.



Fig. 102. Strepsinéma dans le *Batrachoseps* (Janssens, 05).

On y voit, en effet, les deux filaments entrelacés du strepsinéma demeurer bien distincts, même souvent très écartés l'un de l'autre grâce à de très lâches entrelacements, et ainsi on peut les suivre et les voir devenir les deux branches des chromosomes diacinétiques. Il nous semble que les observations de Meves (*Salamandra*), Eisen (*Batrachoseps*), Kingsbury (*Desmognathus*), Janssens (*Triton*), Schoenfeld (*Bos*), Janssens et Dumez (*Batrachoseps*), Schreiner (*Tomopteris, Salamandra, Ophryotrocha, Zoogonus*, etc.), Lerat (*Cyclops*), Dublin (*Pedicellina*), Grégoire et Deton (*Ophryotrocha*), ne laissent place à aucun doute.

C. *Ovogénèse.* Il est intéressant de noter que, parmi les biologistes qui ont étudié complètement toute la prophase de l'ovogénèse, nous voulons dire ceux qui ont analysé les aspects de l'étape synaptique et qui, ensuite, ont suivi les chromosomes durant la période de grand accroissement, personne n'a adopté la thèse du repliement.

L'avantage de l'ovogénèse, au point de vue actuel, c'est que généralement les anses strepsitènes, une fois formées, loin de rapprocher leurs filaments entrelacés, les écartent au contraire encore davantage l'un de l'autre et persistent sous cette forme dans la vésicule germinative. Malheureusement les recherches complètes portant à la fois sur la prophase synaptique et sur tout le grand accroissement de l'ovocyte jusqu'à la diacinèse ne sont pas très nombreuses.

Toutefois, des observations de MARÉCHAL sur les Sélaciens, de LERAT sur le *Cyclops*, de DUBLIN sur le *Pedicellina*, de SCHREINER sur l'*Enteroxenos*, de DETON sur le *Thysanozoon* (se complétant par celles de SCHOCKAERT), de TRINCI sur les Reptiles, il résulte clairement que les deux filaments entrelacés qui sont issus du « dédoublement longitudinal » demeurent distincts durant le grand accroissement, FIG. **103**, et deviennent les branches constitutives des chromosomes d'après l'accroissement.



FIG. 103. Chromosomes strepsitènes dans l'ovocyte du *Scyllium* (MARÉCHAL, 04).

Parmi les auteurs qui ont étudié récemment la question, FOOT et STROBELL (06) seules adoptent le repliement. Seulement les auteurs n'ont pas étudié la prophase synaptique. De plus, leur fig. 113, où elles pensent voir un spirème encore non segmenté et destiné à subir le repliement, montre au contraire des chromosomes diplotènes très nets. Aussi verrons-nous bientôt que les figures des auteurs confirment notre thèse.

§ III. Examen des descriptions métasyndétiques.

Voilà donc une série d'objets pour lesquels il nous paraît démontré que les deux branches des chromosomes diacinétiques proviennent du dédoublement longitudinal. Il nous reste à voir si les observations, que nous avons rappelées plus haut *en faveur du repliement métasyndétique*, démontrent bien celui-ci et si elles nous interdisent définitivement de généraliser la thèse que nous venons de formuler.

I. En ce qui concerne le premier groupe (oblitération de la fente longitudinale et second synapsis), considérons d'abord les végétaux. Il faut remarquer qu'aucune des descriptions (FARMER-MOORE, MOTTIER, SCHAFFNER, LEWIS) ne représente les *stades successifs* d'un rapprochement graduel et

d'un entrelacement subi par les branches des anses chromosomiques. C'est ainsi que, si on admet le repliement, il y a un saut considérable de la fig. 9 de MOTTIER (07) à sa fig. 10. — Il y a plus : nous croyons trouver, dans les figures des auteurs, des arguments en faveur de notre interprétation. D'abord, la figure 10 de FARMER-MOORE (ici FIG. **104**) et la figure 29 de MOTTIER (ici FIG. **105**) contiennent des chromosomes qui, bien qu'orientés en anses très nettes, en anses de « seconde contraction », sont cepen-



FIG. 104. Le « repliement » dans le *Lilium Martagon* (FARMER et MOORE, 05).



FIG. 105. Le « repliement » dans le *Lilium Martagon* (MOTTIER, 07).

dant constitués de deux « filaments largement entrelacés » ([1]). Il est donc clair que ceux-ci ne représentent pas le résultat d'un repliement, mais bien le résultat du dédoublement longitudinal. Or, ces deux filaments entrelacés offrent bien le même aspect que les deux branches qui constituent les autres chromosomes du même noyau. Celles-ci ne sont donc pas non plus le résultat d'un repliement, mais représentent elles aussi les deux « moitiés longitudinales ».

Insistons d'ailleurs à nouveau sur ce fait que c'est dans le *Lilium*, étudié par FARMER et par MOTTIER, que nous avons pu, à travers toute la période de seconde contraction, suivre constamment les deux branches longitudinales.

MOTTIER, il est vrai, insiste surtout sur le *Podophyllum*, dans lequel le strepsinéma ne serait que peu marqué, les « moitiés longitudinales » demeurant très étroitement entrelacées. Mais n'est-ce pas là plutôt ce qui rend cet objet plus défavorable pour l'étude de la question présente? Nous de-

([1]) Les chromosomes d'en haut dans la FIG. **104** et, dans la FIG. **105**, le chromosome qui surmonte le nucléole supérieur.

vons d'ailleurs faire remarquer qu'il y a des cas, — sans vouloir toutefois appliquer cela au *Podophyllum*, que nous ne connaissons pas, — dans lesquels certains auteurs n'ont pas observé le strepsinéma et dans lesquels cependant ce stade est très bien marqué. C'est ainsi que, dans le *Mnium hornum*, M. Wilson (09) ne mentionne qu'un indice de dédoublement longitudinal et encore dans une partie seulement d'une anse chromosomique. Or, nous trouvons dans cet objet [1] de superbes anses strepsinématiques, avec de grands écartements et entrelacements [2].

Les observations de Farmer, Mottier, etc., sur les végétaux ne démontrent donc pas le repliement, et même les figures des auteurs s'accordent mieux avec notre interprétation. Pour enlever toute hésitation, il faudrait rechercher dans les objets douteux des images plus caractéristiques de strepsinéma.

Ce que nous avons dit des végétaux doit s'appliquer aussi aux animaux rentrant dans cette première catégorie. Entre la figure 71 de Farmer montrant, dans la Blatte, des anses très longues, et les figures 72 et 73 montrant les chromosomes à la fin de la prophase, il y a une grande lacune où devraient se placer certainement, d'après les observations de de Sinéty sur les Orthoptères, des aspects strepsinématiques. Et la même remarque s'applique aux figures de Wassilieff, de Zweiger et de Moore et Walker. Pour les Mammifères, Moore et Walker se contentent d'ailleurs d'affirmer le repliement.

II. Les différents cas de la seconde catégorie, — chromosomes à deux branches demeurant nettement dédoublées longitudinalement et principalement tétrades-croix, — se laissent aussi facilement ramener à notre interprétation et on peut se convaincre que les deux branches des croix représentent les « moitiés » du dédoublement longitudinal, d'après le schéma de la fig. 54.

Il faut d'abord remarquer ici encore une fois que la plupart des auteurs qui ont étudié ces objets n'ont pas figuré d'anses strepsinématiques bien caractérisées. Or, comme nous l'avons dit déjà au sujet des végétaux, c'est à des objets où le strepsinéma est très accentué qu'il faut demander ici la lumière, c'est-à-dire à des objets dans lesquels les deux filaments résul-

(1) Sur des préparations que nous devons à l'obligeance de MM. Elie et Emile Marchal.

(2) Overton (05) montre d'ailleurs, dans le *Podophyllum*, un strepsinéma plus accentué que celui que dessine Mottier.

tant du dédoublement longitudinal montrent d'assez grands écartements et un entrelacement à larges spires.

Nous trouvons un premier exemple de ce genre dans le *Tomopteris* d'après les SCHREINER (06). Or, on y observe que les « moitiés longitudinales » lâchement entrelacées persistent bien distinctes dans les anses,



FIG. 106. Les étapes de la formation des croix dans le *Tomopteris* (SCHREINER, 06).

même au stade qui pourrait correspondre à la seconde contraction, FIG. **106**, *a*, *b*, *c*. On voit en même temps ces moitiés se raccourcir et ébaucher une division longitudinale. Certaines anses en demeurent là et prennent ainsi la forme de chromosomes à deux branches entrelacées ou en anneau, FIG. **106**, *d*. Dans d'autres au contraire, les deux branches divergent l'une de l'autre par une extrémité et, en même temps, les moitiés longitudinales, au point de rencontre des deux branches, s'écartent plus ou moins l'une de l'autre, FIG. **106**, *e*, *f*, et c'est ainsi que prennent naissance les *chromosomes en croix*, comme les SCHREINER l'ont bien décrit.

Dans les objets où les aspects strepsinématiques sont aussi clairs que dans le *Tomopteris*, il n'y a, à vrai dire, aucune possibilité d'homologuer la fente longitudinale de chacune des branches des chromosomes des tétrades-croix avec la fente du dédoublement longitudinal du spirème. Et ici les figures très claires des SCHREINER montrent sans conteste la série des stades que nous réclamions plus haut [1].

[1] Rappelons que la divergence notable des deux branches par une extrémité se retrouve fréquemment même dans les chromosomes qui ne forment pas de tétrades-croix, fig. 2.

A côté de ces observations des SCHREINER sur un ver, nous plaçons celles de DE SINÉTY sur les orthoptères, le groupe où l'on a surtout décrit le repliement dont nous parlons maintenant. La sériation des figures de DE SINÉTY n'est pas aussi complète que celle des SCHREINER, mais elle demeure néanmoins démonstrative.

On y voit, en effet, comme résultat du dédoublement longitudinal, des anses strepsitènes à larges entrelacements et à branches encore longitudinalement indivises, FIG. **107**, *a*. Ce n'est qu'ensuite qu'apparaît dans ces dernières le clivage longitudinal, FIG. **107**, *b*.

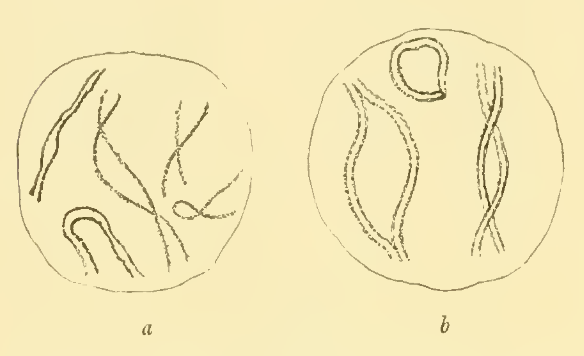


FIG. 107. Anses strepsitènes et chromosomes à deux branches dans *Œdipoda miniata* (DE SINÉTY, 01).

Si nous en venons maintenant à examiner les descriptions qui ont servi de base à l'hypothèse du repliement dans cette catégorie d'objets, il sera utile de considérer d'abord certaines observations qui, loin d'appuyer la métasyndèse, sont au contraire favorables à notre interprétation. Telles sont les figures de SUTTON pour *Brachystola* et de FOOT et de STROBELL pour l'*Allolobophora*, bien que SUTTON ne représente ni les noyaux pachytènes ni le dédoublement longitudinal et bien que FOOT et STROBELL n'aient pas étudié l'étape synaptique.

Considérons d'abord les FIG. **108** et **109** de SUTTON. On y remarquera, d'abord, la ressemblance extrêmement frappante entre les entrelacements des branches chromosomiques et les entrelacements qui, dans d'autres objets très nombreux, résultent *certainement* du » dédoublement « strepsinématique; on remarquera, en second lieu, que dans certains chromosomes — ceux de la FIG. **109** surtout, — les deux branches, bien qu'encore très longues et assez divergentes, montrent cependant des allures extrêmement symétriques. Ces deux circonstances nous convainquent déjà que les deux branches des chromosomes dont nous parlons ne résultent pas d'un repliement, mais bien du » dédoublement longitudinal «. Mais il y a plus : dans la FIG. **108**, bien que presque tous les chromosomes possèdent deux branches nettement divisées longitudinalement, le chromosome *g* au contraire ne révèle qu'un indice de division longitudinale dans ses deux branches ; or, on ne peut pas dire que cet aspect soit dû à ce que le chro-

mosome *g* subit avant ses voisins l'oblitération des fentes longitudinales qui est admise par FARMER et MOORE : car, dans le *Brachystola*, les fentes longitudinales des branches persistent nettement jusqu'au stade, bien ultérieur, des FIG. 8 et 9 ; la fente de chacune des branches du chromosome *g* est donc bien un début de division longitudinale *nouvelle* et ne



FIG. 108. Chromosomes strepsitènes de *Brachystola* (SUTTON, 02).

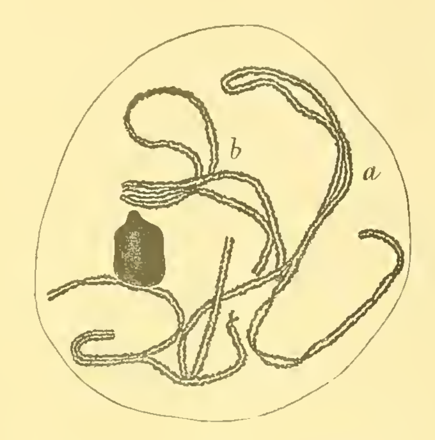


FIG. 109. Chromosomes strepsitènes de *Brachystola* (SUTTON, 02).

représente pas la fente du dédoublement longitudinal. S'il en est ainsi, c'est donc que les deux branches elles-mêmes résultent, non d'un repliement, mais du dédoublement longitudinal du spirème. Ce qui est vrai du chromosome *g* doit évidemment s'appliquer aux autres chromosomes des FIG. 108 et 109.

Il est clair d'autre part, — SUTTON l'admet lui-même, — que les chromosomes des FIG. 8 et 9 résultent simplement d'un raccourcissement de ceux des FIG. 108 et 109 et que les branches constitutives y ont la même valeur. Cela étant, elles représentent par conséquent, elles aussi, les moitiés du dédoublement longitudinal. En ce qui concerne spécialement les tétrades-croix, leur comparaison avec les autres chromosomes prouve, ainsi que nous l'avons déjà vu, qu'elles sont formées de deux branches redressées et aboutées et montrant, en leur point de rencontre, un certain écartement des moitiés longitudinales. Cette dissociation des moitiés longitudinales peut d'ailleurs se manifester, comme nous l'avons déjà vu aussi, dans des chromosomes dont les branches ne sont pas redressées et il en résulte des formes que nous avons appelées « chromosomes à chaton », FIG. 9, chromosomes *b* et *d*.

On voit donc que l'analyse des figures de Sutton, tout incomplètes qu'elles soient, loin d'établir la thèse du repliement, conduit au contraire à admettre l'interprétation opposée.

L'*Allolobophora* est aussi fort instructif. L'interprétation métasyndétiste de Foot et Strobell repose sur ce que leur figure 113 [1] montrerait un « spirem-thread » encore indivis longitudinalement et qui, plus tard, figure 114, subirait la division longitudinale en même temps qu'un repliement de ses anses en deux branches. Or, l'explication de ces figures nous paraît devoir être tout autre. La fig. 113 est prise, il faut le remarquer, à la fin du grand accroissement de l'ovocyte et ce qu'on y observe, ce n'est pas un « spirème », mais bien des anses diplotènes ou strepsitènes, formées de deux filaments largement entrelacés, comme on en observe dans tant d'objets à ce stade. La confusion des auteurs provient de ce qu'elles n'ont pas étudié l'étape synaptique et le dédoublement strepsinématique qu'elle comporte. — Cela étant, la comparaison avec les autres ovogénèses, par exemple avec notre FIG. **103**, nous convainc que les deux filaments entrelacés des anses strepsitènes de la figure 113 des auteurs proviennent du « dédoublement longitudinal » qui s'est réalisé avant le grand accroissement de l'ovocyte.

Si nous observons maintenant les figures 114 et 115 des auteurs, nous verrons que chacun des filaments entrelacés des anses strepsitènes subit un clivage longitudinal, ce qui donne naissance aux chromosomes à deux branches longitudinalement divisées des figures 119 à 124 et aux tétrades-croix qui en résultent. L'étude des figures de Foot et Strobell confirme donc notre interprétation concernant l'origine des branches chromosomiques.

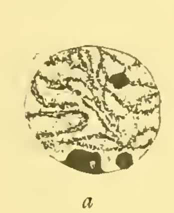
Après ce que nous venons de dire, nous n'avons plus que quelques mots à ajouter touchant les autres objets qui rentrent dans la catégorie dont nous parlons maintenant.

En ce qui concerne l'interprétation de Montgomery pour les Batraciens, il y a certainement une grande lacune entre la FIG. **98**, *b*, et la FIG. **98**, *c*, que l'auteur considère comme se succédant immédiatement. La comparaison avec tous les autres batraciens nombreux déjà étudiés montre que, en ce moment-là, doit intervenir une figure de strepsinéma, telle qu'en contiennent les descriptions de Meves, de Kingsbury, de Mac Gregor, de

[1] Les photogrammes des auteurs, bien que d'une perfection rare, sont trop difficiles à reproduire dans le texte.

JANSSENS, des SCHREINER, de BONNEVIE. Nous voulons dire par là qu'il est certain pour nous que les « moitiés longitudinales » des anses de la FIG. **98**, *b*, s'écartent, même notablement, l'une de l'autre en demeurant entrelacées, comme dans la FIG. **102**, et que le rapprochement entre la FIG. **98**, *b*, et la FIG. **98**, *c*, pour expliquer l'origine des deux branches, n'est pas légitime.

Touchant les Orthoptères, — et il faut y joindre l'Arachnide *Lycosa*, étudié par MONTGOMERY (06), — c'est encore à une lacune dans l'observation du strepsinéma que nous attribuons l'adoption de l'hypothèse du repliement. Nous pensons qu'entre la FIG. **99**, *a*, et la FIG. **99**, *b*, (empruntées à DAVIS), — et la même chose s'applique aux figures de MAC CLUNG et de ROBERTSON, — il s'intercale un vrai stade de strepsinéma, pendant lequel les moitiés longitudinales des anses de la FIG. **99**, *a*, s'écartent notablement, tout en demeurant entrelacées et en se raccourcissant, pour subir ensuite une division longitudinale qui leur donnera l'aspect dessiné dans la FIG. **99**, *b*. Ce qui nous autorise à penser ainsi, ce n'est pas seulement l'analogie avec les figures de SUTTON et de DE SINÉTY, mais aussi le fait que, dans le *Steiroxys*, DAVIS donne, FIG. **110**, *a*, une figure qui doit certainement s'expliquer comme un dédoublement strepsinématique et qui conduit tout naturellement à la FIG. **110**, *b*, par simple raccourcissement des moitiés entrelacées; que de plus des aspects de ce genre se retrouvent dans la figure 25 de MONTGOMERY pour le *Syrbula* et dans la figure 26 de ROBERTSON pour le même animal. Nous pourrions appliquer au chromosome qui se trouve en bas à droite, dans la figure 26 de ROBERTSON, le même raisonnement qu'au chromosome *g* de SUTTON, page 321.




a *b*

FIG. 110. Strepsinéma et chromosomes diacinétiques dans *Steiroxys* (DAVIS, 08).

Ajoutons que nous avons pu observer nous-même ces stades dans les Orthoptères, sur les belles préparations que notre ami DE SINÉTY a bien voulu nous montrer et que nous y avons constaté que les deux branches des chromosomes définitifs représentent les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal.

En ce qui concerne les Hémiptères, ce sont les observations de PAULMIER et de FOOT et STROBELL sur les tétrades-croix de l'*Anasa tristis*, qui nous paraîtraient les plus favorables à l'hypothèse du repliement. Les auteurs ont, en effet, observé ici un strepsinéma très net, à notables écartements et néanmoins on dirait que les chromosomes à deux branches lon-

gitudinalement divisées ou en tétrades-croix proviennent simplement du repliement de ces anses strepsinématiques. Cependant, la comparaison de ces figures avec celles toutes semblables d'autres objets, principalement des Orthoptères, nous fait penser que les auteurs n'ont pas suivi d'assez près la destinée des branches strepsinématiques. Il y a certainement une lacune entre la figure 21 de Paulmier et sa figure 22 et aussi entre la figure 12 de Foot et Strobell et leur figure 13 et cela étant, la question de la valeur des branches chromosomiques demeure en suspens. — Les autres observations sur les Hémiptères, au point de vue actuel, sont celles de Gross, de Lefebvre et Mac Gill, de Montgomery. Les figures de ce dernier, se rapportant à de très nombreuses espèces, sont trop pauvres de documents sur les phénomènes strepsinématiques, pour qu'on puisse se faire une opinion bien arrêtée. Lefebvre et Mac Gill passent directement du stade des anses dédoublées aux stades des chromosomes en croix et cependant dans leur figure F, les auteurs ont certainement représenté des aspects strepsinématiques qu'il faudrait intercaler entre ces deux stades : seulement Lefebvre et Mac Gill paraissent n'avoir pas remarqué le caractère strepsitène de leur figure F.

En ce qui concerne l'interprétation de Gross, nous devons dire qu'ayant repris nous-même l'étude du *Pyrrochoris*, nous constatons des aspects importants que Gross n'a pas dessinés : d'abord, des noyaux pachytènes, très nettement en bouquet, les anses étant, au début, contractées en synapsis et se répandant ensuite dans la cavité nucléaire; puis, le dédoublement longitudinal de ces anses, s'accentuant pendant le stade d'accroissement — analogue à celui de l'ovocyte, — par lequel passent les spermatocytes de cet animal. Pendant cette étape, le noyau, dans notre matériel, ne contient pas, ainsi que le décrit Gross, une poussière chromatique, mais bien des anses strepsitènes très nettes, analogues à celles que l'on trouve dans beaucoup d'ovocytes en ce même moment. Après le grand accroissement, les anses se raccourcissent et montrent des aspects absolument semblables à ceux que Paulmier et Foot et Strobell ont dessinés pour l'*Anasa*, figures 22 et 23 de Paulmier et figures 13 et 14 de Foot et Strobell. Malheureusement notre matériel ne nous permet pas de poursuivre l'étude de la transformation de ces dernières formes en chromosomes définitifs, mais ce que nous venons de dire suffit pour montrer que la description de Gross est incomplète et néglige des stades qu'il faudrait absolument élucider pour se renseigner sur l'origine et

la valeur des « chromosomes » diacinétiques. Il faut d'ailleurs rappeler que Gross lui-même ne donne son interprétation que comme hypothétique.

Restent enfin les observations de Blackman sur le *Scolopendra heros* [1]. Elles aussi sont trop incomplètes : l'auteur fait provenir les chromosomes d'une « caryosphère », sorte de nucléole qui ne serait autre chose qu'un spirème très ramassé. Seulement, de sa fig. 22, montrant cette caryosphère encore intacte, l'auteur passe directement à sa fig. 23, montrant déjà des chromosomes formés de deux branches. — D'ailleurs ce n'est pas en ce moment qu'il faut étudier la genèse des chromosomes. Dans le *Scolopendra*, de même que dans d'autres Arthropodes (le *Notonecta*, d'après les recherches de Pantel et de Sinéty (07), et le *Pyrrochoris*, comme nous l'avons dit plus haut), le spermatocyte, après l'étape synaptique, passe par une sorte de stade de grand accroissement correspondant au stade de même nom dans l'ovocyte ; le noyau prend alors les caractères d'une vésicule germinative. Or, c'est avant ce stade de « grand accroissement » qu'il faut, comme dans l'ovogénèse, rechercher l'origine des chromosomes.

En résumé, parmi les objets dont les chromosomes gardent visible la division longitudinale de leurs branches ou bien prennent la forme de tétrades-croix, aucun ne démontre le repliement. Au contraire, l'analyse des figures les plus claires conduit à la thèse opposée. Le stade dont l'étude est en l'occurrence indispensable et qui paraît avoir été négligé par plusieurs auteurs est celui des anses strepsitènes.

III. Les observations du troisième groupe nous paraissent aussi incomplètes, pour avoir négligé de rechercher le stade des anses strepsitènes.



Fig. 111. Noyau pachytène dans l'*Œnothera rubrinervis* (Gates, 08).

En ce qui concerne d'abord la description de Gates pour l'*Oenothera*, — et ce que nous allons dire s'applique aussi au travail de Geerts, — nous sommes convaincu que la fig. **45** ne représente pas un tronçonnement du spirème de la fig. **111**. Une étude plus détaillée montrera que le spirème de la fig. **111** subit un dédoublement longitudinal, qu'il en résulte des anses strepsitènes montrant les écartements et les entrelacements classiques ; que ces anses, en se raccourcissant, deviennent les chromosomes diacinétiques à deux branches ; que les formes définitives de ceux-ci s'expliquent par une divergence notable des deux branches, à l'une de leurs extrémités, les ame-

[1] Nous n'avons pas pu consulter la note de Blackman (07) sur le *Lithobius*.

nant à se trouver sur le prolongement l'une de l'autre; que, enfin, la FIG. **45** montre de ces chromosomes diacinétiques à deux branches redressées, mais rattachés les uns aux autres en un apparent spirème par des anastomoses secondaires. Ce qui nous autorise à parler ainsi d'un objet que nous ne connaissons pas nous-même, c'est la comparaison avec d'autres objets tout à fait semblables. Le *Galtonia*, entre autres, montre lui aussi, FIG. **112**, des chromosomes à deux branches redressées et se réunissant secondairement en un apparent spirème, FIG. **113**, ainsi que STRASBURGER (05) et MIYAKE (05) l'ont décrit; or, dans le *Galtonia*, il est clair, d'après les observations de MIYAKE, confirmées par STRASBURGER, que les chromosomes des FIG. **112** et **113** proviennent d'anses strepsinématiques très nettes, FIG. **114**. — Nous-même,



FIG. 112. Chromosomes diacinétiques dans le *Galtonia* (STRASBURGER, 04).



FIG. 113. Chromosomes diacinétiques du *Galtonia*, placés bout à bout (MIYAKE, 05).



FIG. 114. Chromosomes du *Galtonia* au début de la diacinèse (MIYAKE, 05).

dans le *Solanum* et le *Tropœolum*, avons eu l'occasion [1] d'observer des chromosomes analogues à ceux des FIG. **45** et **112**. Or, nous retrouvons dans ces plantes des aspects strepsinématiques très accentués, conduisant aux chromosomes diacinétiques. — Cest le lieu de rappeler ce que nous disions plus haut du *Mnium hornum*, dans lequel WILSON ne verrait que des indices de division de dédoublement longitudinal, alors que nous y avons retrouvé des anses strepsitènes extrêmement claires [2].

Nous pensons que l'interprétation de KING pour la spermatogénèse du *Bufo vulgaris* est due à la même lacune que celle que nous venons de signaler, c'est-à dire au fait que KING n'a pas recherché, dans son objet, les anses strepsinématiques. Pourtant, à en juger simplement d'après les autres Batraciens, ce stade doit *certainement* se retrouver dans les spermatocytes du *Bufo*. Mais il y a mieux que cette raison : KING elle-même, dans l'ovo-

[1] Sur les préparations de notre élève, M. STOUFFS.

[2] Ces lignes étaient écrites lorsque nous avons reçu le mémoire de DAVIS (09) sur l'*Oenothera grandiflora*; l'auteur admet le repliement, mais, contrairement à GATES, il dessine des chromosomes à branches entrelacées.

génèse du *Bufo lentiginosus* lui-même, dessine de magnifiques figures de strepsinéma; or, il est certain que, sur ce point comme sur les autres, il y a concordance entre spermatogénèse et ovogénèse dans un même animal.

Enfin, nous croyons que le *Fucus* doit montrer lui aussi des anses strepsinématiques et que, sur ce point, la description de YAMANOUCHI présente une lacune.

IV. En ce qui concerne les chromosomes » en boucle «, c'est-à-dire les chromosomes dans lesquels les deux branches semblent se continuer l'une l'autre en une anse ininterrompue, nous ne trouvons pas de difficulté à admettre que ces formes sont dues à une soudure secondaire ou mieux à un rapprochement étroit des extrémités des deux branches : tout le monde, en effet, doit admettre des soudures de ce genre. C'est le cas d'abord pour les chromosomes en anneau *complet*, tels qu'en dessinent DUBLIN, DE SINÉTY, FOOT, ROBERTSON, FIG. **115**; même en admettant que de semblables formes proviennent d'une anse recourbée, il faudrait encore, pour expliquer l'achèvement de l'anneau, admettre une soudure entre les deux extrémités de l'anse elle-même. — C'est le cas aussi pour les chromosomes en forme d'anneau à chaton, FIG. **9**, *b*, *d*, car les partisans du repliement considèrent le niveau où se produit la croix du chaton comme correspondant au point où l'anse s'est coupée transversalement en deux, et c'est d'ailleurs ce qu'il faudrait admettre par comparaison avec les autres chromosomes en croix; par conséquent, pour arriver à un anneau en chaton, il faudrait encore admettre une soudure entre les extrémités de l'anse, au côté opposé à celui où se forme le chaton.

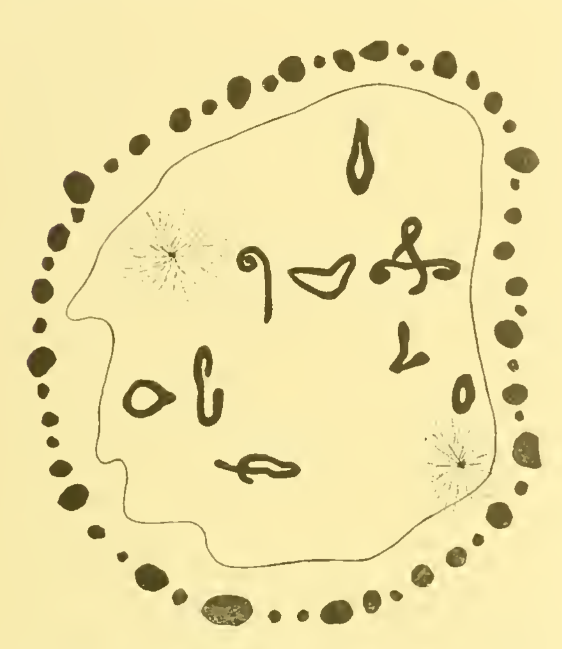


FIG. 115. Chromosomes I dans l'ovocyte de *Pedicellina* (DUBLIN, 05).

Ajoutons que l'on peut souvent, par une analyse attentive, résoudre l'apparente continuité de la boucle et constater que cette forme résulte simplement d'un contact étroit entre deux extrémités demeurant cependant

bien indépendantes en réalité; que, de plus, ces boucles ne se constatent que dans des « chromosomes » où les deux branches forment anneau et jamais dans ceux où les deux branches sont assez parallèles, ce qui s'explique par le fait que la première disposition amène seule des contacts entre les extrémités; que, enfin, ces apparentes soudures se comprennent très bien si l'on songe à la consistance spéciale des chromosomes maturatifs, sur laquelle BONNEVIE (08) a tout récemment encore appelé l'attention.

Devant ces raisons, on comprendra que ces aspects ne peuvent prévaloir contre les données fournies par l'étude de toute la série des stades de la formation des « chromosomes ».

V. Au sujet des tétrades-bâtonnets, nous avons déjà vu qu'il n'existe aucun cas où soit démontrée l'efficacité réductrice d'une fente transversale des deux branches chromosomiques. Au contraire, étant donné que, d'un côté, on décrit de pareilles fentes dans les chromosomes somatiques, FIG. **15**, et que, d'autre part, des objets où certains auteurs prétendent voir des tétrades-bâtonnets en sont cependant certainement dépourvus dans certains cas (voir plus haut le cas du *Cyclops*), on peut admettre que la forme tétrade-bâtonnet, si même elle est réelle, ne représente qu'une disposition accessoire dépendante des circonstances, et qui n'a pas de signification *au point de vue de la syndèse*. Nous gardons d'ailleurs toujours l'impression que certaines de ces tétrades-bâtonnets décrites par les auteurs ne sont qu'apparentes, et qu'il n'y a là qu'un effet du renflement des extrémités chromosomiques. C'est le cas, pensons-nous, pour les tétrades décrites par MOORE (05) dans le *Pallavicinia*.

VI. Les aspects de fentes transversales décrits *dans les anses pachytènes* ne nous font pas non plus grande impression. C'est que d'abord plusieurs auteurs qui admettent le repliement, n'ont pas observé ces fentes; qu'ensuite on ne les montre que dans certaines anses, tandis que les voisines sont parfaitement continues, FIG. **98**, *a*, *b* (voir aussi les figures 7 et 8 de GOLDSCHMIDT, 08); que, de plus, ces fentes sont toujours occupées par de larges ponts de linine, FIG. **51**; qu'elles ne tardent pas à disparaître, FIG. **95** et **96**; que les SCHREINER (08) en observent plus d'une sur une même anse; que, enfin, on trouve des fentes plus accentuées encore dans les chromosomes somatiques (JANSSENS dans le Triton; nous-même dans le *Tril-*

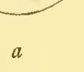


FIG. 116. Chromosomes somatiques dans le *Trillium* (GRÉGOIRE et WYGAERTS, 03).

lium, FIG. **116**; voir la littérature dans DELLA VALLE, 07). Encore une fois, les constatations de ces fentes ne peuvent pas remplacer une étude sériée de tous les stades de l'évolution chromosomique.

VII. La fusion bout à bout des chromosomes spermatogoniaux ou ovogoniaux deux à deux, si elle était vraie, ne serait démonstrative du repliement que dans le cas où les anses de la couronne polaire goniale deviendraient directement les anses pachytènes. Car, s'il n'en est pas ainsi, si un repos cytaire s'intercale, rien n'empêche que, au début de la prophase, les deux chromosomes conjugués s'allongent en de minces filaments qui s'apparient longitudinalement, ce qui serait une parasyndèse zygoténique. Et même, ce serait un moyen très simple d'expliquer l'appariement zygoténique.

Or, nous pensons qu'il existe toujours une reconstitution nucléaire entre la dernière cinèse goniale et l'étape synaptique. Les observations récentes sur les Hémiptères (voir, entre autres, WILSON, 09) et sur les Orthoptères rendent la chose certaine pour ces groupes, contrairement aux descriptions de MONTGOMERY et de SUTTON. Pour les Myriapodes, BLACKMAN, croyons-nous, a été induit en erreur par le fait que l'étape synaptique y est suivie, même dans la spermatogénèse, d'un stade d'accroissement, analogue à celui de l'ovocyte, et pendant lequel le noyau prend la disposition de « vésicule germinative »; c'est cet aspect que l'auteur a pris pour le repos postgonial. Les descriptions de DUBLIN et de STEVENS sont aussi certainement incomplètes : les auteurs ont été trompés par la ressemblance entre les anses pachytènes orientées en bouquet et les aspects de la couronne polaire spermatogoniale[1]. Il importe d'ailleurs de noter que, d'après DUBLIN, les deux branches diacinétiques, FIG. **117**, *d*, proviennent du dédoublement longitu-




a *b* *c* *d*

FIG. 117. Formation des chromosomes diacinétiques dans le *Pedicellina* (DUBLIN, 05).

[1] Dans une note toute récente, BUCHNER (10) décrit pour le *Sagitta*, contrairement à STEVENS, les figures d'une étape synaptique régulière, succédant au repos cytaire. — La remarque que nous faisons dans le texte s'applique aussi aux descriptions, d'ailleurs fort incomplètes, de NOWLIN (06) et de STEVENS (08) pour les Coléoptères. Ces deux travaux nous ont échappé dans notre classification des opinions métasyndétistes.

dinal des anses pachytènes, FIG. **117**, *a*, et **117**, *b*, par simple raccourcissement, FIG. **117**, *c*.

Quant au point précis de savoir si les chromosomes-filles de la dernière télophase goniale se soudent deux à deux, nous n'oserions considérer comme démonstratives les données des auteurs qui l'admettent : car, nous pensons qu'ils ont pris pour des figures de télophase goniale des aspects d'anses pachytènes succédant au repos cytaire.

En résumé et pour conclure ce second chapitre :

Dans un bon nombre d'objets chez lesquels les aspects strepsinématiques sont très accentués, — et grâce précisément à cette circonstance, — on peut constater que les » moitiés « du » dédoublement longitudinal « demeurent distinctes, même à travers le stade de *seconde contraction*, lorsque ce stade existe, et que ce sont elles qui deviennent les branches constitutives des chromosomes diacinétiques, soit que ces deux branches demeurent plus ou moins parallèles, soit qu'elles divergent et donnent naissance à des tétrades-croix.

D'autre part, le *repliement métasyndétique* n'est démontré pour aucun objet. Au contraire, l'étude attentive des images présentées par les plus clairs des objets où on l'a décrit montre que, là aussi, c'est le dédoublement longitudinal qui donne origine aux branches diacinétiques. Ce qui, dans beaucoup de cas, a donné lieu à l'hypothèse du repliement, c'est qu'on a négligé la recherche et l'observation d'aspects strepsinématiques bien caractérisés. En faveur du repliement, il ne reste que certaines images, qui sont facilement explicables d'ailleurs dans l'hypothèse que nous défendons et qui ne peuvent prévaloir contre l'étude sériée de l'évolution prophasique des chromosomes.

La ressemblance entre les images des cas les plus clairs et les plus complètement étudiés et d'autre part les images des cas controversés nous autorise encore à admettre que, *dans tous les cas, les deux branches diacinétiques représentent les moitiés du » dédoublement longitudinal «.*

CHAPITRE III.

LES STADES PRÉSPIRÉMATIQUES. FORMATION DES ANSES PACHYTÈNES. ZYGOTÉNIE, PARASYNDÈSE.

Nous voici parvenu à la dernière question que comporte l'étude de la prophase hétérotypique et qui, à l'heure actuelle, constitue un des points centraux de toutes les discussions. Dans le chapitre précédent, nous avons

montré que les deux branches des « chromosomes » diacinétiques représentent les deux moitiés du dédoublement longitudinal des anses pachytènes. Il nous reste à nous poser maintenant une double question : comment se forment les anses pachytènes, — par conséquent quelle est leur valeur, — et quelle est la signification du « dédoublement longitudinal » qu'elles subissent.

Rappelons qu'à ce sujet nous nous trouvons en présence de deux grandes opinions, chaque groupe d'auteurs prétendant à l'universalité pour sa façon de voir.

Une première série d'auteurs admettent que le réseau nucléaire produit les anses pachytènes par des processus essentiellement identiques à ceux qui se passent dans la formation des anses chromosomiques d'une cinèse somatique. Ce premier groupe d'auteurs est, il est vrai, lui-même hétérogène, les uns adoptant la thèse de la persistance autonome des chromosomes et admettant que les *n* chromosomes somatiques reparaissent à la prophase I, mais groupés, bout à bout, deux par deux, dans chaque anse pachytène (Farmer et Moore, Montgomery, etc.); d'autres, au contraire, nient la persistance des chromosomes et rejettent par conséquent aussi cette conception de la constitution des anses pachytènes (Meves). Néanmoins, cette divergence ne retentit pas sur l'explication des aspects de la prophase préspirématique elle-même. — Pour tous les auteurs de cette première catégorie, le « dédoublement longitudinal » est par conséquent un *authentique clivage* longitudinal, au même titre qu'une division longitudinale somatique quelconque.

La seconde catégorie d'auteurs comprend tous les zygoténistes (voir p. 280 et 271), tous ceux qui voient les anses pachytènes prendre naissance par l'association deux à deux, des filaments leptoténiques, dont chacun représente un chromosome somatique. Seulement, ici encore, il faut distinguer : pour les uns, l'union n'est pas définitive, elle n'est que temporaire et ce sont les filaments associés qui, quelle qu'ait été l'étroitesse de leur rapprochement, ou même quelle qu'ait été leur fusion, reparaissent lors du dédoublement longitudinal. Ce dernier phénomène n'est donc pas une véritable division longitudinale et les « chromosomes » diacinétiques sont en réalité des paires de chromosomes, des *gemini*. La zygoténie n'est que pseudoréductionnelle.

Pour d'autres, la conjugaison des deux filaments minces va jusqu'à les fusionner en un ruban réellement unique, dans lequel ils perdent leur individualité; aussi le « dédoublement longitudinal » est une authentique divi-

sion longitudinale : la zygoténie est un processus euréductionnel et les « chromosomes » diacinétiques ne sont pas des *gemini*.

Article I. LA CONTRACTION SYNAPTIQUE EST-ELLE NATURELLE?

En entamant l'examen de la question actuelle, un problème préalable se présente : l'étape qu'il nous reste à étudier est *souvent* caractérisée par une contraction synaptique ou synizésique. Celle-ci est-elle naturelle ou artificielle?

On a déjà beaucoup discuté cette question. Certains auteurs considèrent toute contraction comme purement artificielle. Ils s'appuient sur les aspects irréguliers de ces masses chromatiques (Mac Clung, Meves), sur le fait que certains objets, bien fixés, n'en montrent pas (Guignard, Schaffner, Duesberg), ou bien sur ce qu'on ne rencontre les grumeaux synaptiques que dans les portions intérieures des pièces fixées, là où le fixateur ne pénètre que lentement et déjà affaibli, tandis qu'on n'en trouve pas dans les parties marginales où l'action du fixateur est plus rapide et plus complète (Janssens, Schreiner, Rosenberg, H. S. Davis).

Une seconde catégorie d'auteurs, très nombreuse, considèrent la contraction comme étant au moins en partie naturelle (Sargant, Grégoire, B. M. Davis, Winiwarter, Berghs, Strasburger, Mottier, Maréchal, Vejdovsky, Cardiff, Oettinger, Wilson, etc.). Leurs raisons sont les suivantes : la contraction se montre quel que soit le réactif employé; le ramassement synaptique a été observé sur le vivant par Sargant, Berghs, Overton, Vejdovsky, Wilson, Oettinger; il n'affecte aucune orientation spéciale par rapport au point de pénétration du réactif; on ne le retrouve qu'à ce stade précis de l'évolution ontogénétique; enfin la contraction synaptique apparaît d'une façon absolument identique aussi bien dans des cellules soumises à des réactifs « contractants » qu'à des réactifs « gonflants » (Oettinger). Plusieurs (Maréchal, Grégoire, Berghs) admettent d'ailleurs que les réactifs pourraient accentuer le ramassement.

Il faut faire avant tout une double remarque : d'abord, même dans les objets où il est naturel, le ramassement synaptique ne peut avoir, par lui-même, aucun rôle à jouer dans l'accomplissement des phénomènes de réduction, mais doit être considéré plutôt comme une conséquence des phénomènes essentiels qui se déroulent dans le noyau. Cela résulte de ce que, dans certains

objets, on ne retrouve pas le ramassement synaptique (Schreiner, Janssens, Deton) et que néanmoins les stades leptotènes, pachytènes (et même zygotènes) y montrent une évolution absolument identique à celle que l'on constate dans les objets où se manifeste un ramassement. — En second lieu, s'il était, au contraire, prouvé que la contraction est toujours artificielle, il est clair que cela n'autoriserait pas à négliger l'étude et l'analyse des noyaux synaptiques, ainsi que l'ont fait certains auteurs. Il faudrait seulement tenir compte des déformations qu'aurait pu introduire le ramassement.

Cela étant, nous pourrions donc ne pas nous attarder à la question de la naturalité de la contraction synaptique et nous contenter de répéter la juste remarque de Maréchal (07, p. 75) que « le retrait unilatéral des filaments reste en tout cas un précieux *élément de diagnostic*, car il signale à première vue quelques stades qu'il accompagne toujours, si même il ne les caractérise ».

Toutefois, il est clair, pensons-nous, pour les raisons rappelées plus haut, que le ramassement est parfois, au moins en partie, naturel, et nous voudrions montrer comment on peut se rendre compte de sa production et en même temps expliquer les différences que manifestent, à ce point de vue, les divers objets. Pour cela, nous supposerons démontrée l'interprétation zygoténiste, en faisant remarquer que nous ne pourrions pas essayer d'expliquer le ramassement si nous voulions faire abstraction des phénomènes qui, selon nous, se produisent réellement en ce moment.

Rappelons, en premier lieu, que, dans les objets montrant un synapsis, la contraction débute au moment où se fait la transformation du réseau en filaments minces et longs et précisément dans la région nucléaire où débute cette transformation ; que, ensuite, le ramassement progresse pendant que s'achève la leptoténisation du réseau et que se réalise l'appariement des filaments, **fig. 24**; que la concentration atteint son apogée au moment où sont constituées les anses pachytènes, **fig. 18**; que, enfin, pendant le dédoublement longitudinal, les anses se répandent dans la cavité nucléaire. Le ramassement peut d'ailleurs à ces différents stades être plus ou moins marqué d'après les objets.

Notons, en second lieu, que les objets où ne se rencontre pas de ramassement synaptique sont précisément ceux où les filaments minces, au moment même où ils se dégagent du réseau en un pôle du noyau, entrent tout de suite en appariement et forment tout de suite des anses pachytènes, pendant que, dans l'autre pôle du noyau, ils sont encore engagés dans le réseau, **fig. 22** et **27**. Ajoutons que, dans certains de ces objets, on observe

néanmoins, plus tard, au stade pachytène, un certain ramassement des anses.

Cela étant, nous pouvons, pensons nous, arriver à nous rendre compte de la production naturelle d'un certain degré de ramassement et cela par comparaison avec ce qui se passe dans la cinèse somatique. Dans une prophase somatique, l'édification des chromosomes, comme nous l'avons montré (03 et 06) ainsi que notre élève MARTINS MANO (04), comporte simplement soit la découpure du réseau en des bandes alvéolo-réticulées qui n'ont qu'à se concentrer pour devenir les chromosomes définitifs, soit l'accentuation graduelle de certains tractus du réseau devenant ainsi les chromosomes. Dans un cas comme dans l'autre, bandes et tractus demeurent, tout le temps de leur évolution, rattachés les uns aux autres et *aussi à la membrane nucléaire* par des anastomoses plus ou moins nombreuses. Aussi comprend-on que, durant toute la prophase, l'aire nucléaire soit uniformément peuplée par les chromosomes en formation.

Au contraire, si l'on examine le cas des objets à synapsis et si l'on songe que les filaments minces issus du réseau rompent bientôt les anastomoses qui les ancrent à la membrane nucléaire et qui les rattachent les uns aux autres; que, d'autre part, ils se rapprochent régulièrement deux par deux; que, pendant ce temps, ils se raccourcissent; que les anses pachytènes ainsi formées subissent encore un certain raccourcissement, on comprendra que l'ensemble de la structure ne remplisse plus toute la cavité nucléaire, qu'elle la remplisse de moins en moins au fur et à mesure que se suivent les stades et que, enfin, il en résulte un certain ramassement *dans la zone nucléaire vers laquelle convergent les anses elles-mêmes,* plus ou moins polarisées [1].

Ce ramassement pourrait d'ailleurs se trouver accentué, même naturellement, par un effet d'affaissement auquel se trouve, semble-t-il, exposé un amas de filaments plongeant ainsi librement dans le suc nucléaire (v. MARTINS MANO, 09).

(1) Nous voulons dire la zone nucléaire vers laquelle convergent les extrémités libres des anses, ainsi que nous le verrons dans l'article suivant. — On a, à plusieurs reprises, fait intervenir ici le centrosome ou l'idiosome qui, pense-t-on, exercerait une certaine attraction sur la masse chromatique. On ne peut pas nier que le ramassement se fasse souvent, dans les animaux, vers le pôle nucléaire voisin de l'idiosome. Seulement, le seul fait que les végétaux supérieurs, dépourvus de tout corpuscule polaire, montrent néanmoins, plus marquée même que chez les animaux, la contraction synaptique, suffit à faire rejeter l'idée que l'idiosome serait la cause réelle du phénomène. — CARDIFF (06) a cru devoir faire intervenir la pesanteur; seulement, comme l'a montré SCHAFFNER (07), la variété de l'orientation du ramassement dans un même sporange contredit cette hypothèse.

De plus, l'agrandissement que subit certainement en ce moment la cavité nucléaire est de nature à faire paraître plus accentué qu'il ne l'est en réalité le ramassement des anses pachytènes.

Enfin, nous ne voulons pas nier que les réactifs ne puissent, saisissant une structure déjà ramassée naturellement, accentuer le pelotonnement.

Notre explication rendrait bien compte des faits que nous avons rappelés concernant l'évolution croissante du ramassement, commençant à se manifester dans la région nucléaire où débute la « leptoténisation », progressant ensuite au fur et à mesure que celle-ci s'accentue et que se réalise la conjugaison, et atteignant enfin son maximum au stade pachytène.

Notre interprétation s'associerait très bien, d'autre part, avec le fait que certains objets ne montrent pas de synapsis. En effet, le ramassement suppose des anses perdant graduellement leurs anastomoses entre elles et avec la membrane nucléaire. D'autre part, le ramassement se fait vers la région nucléaire où convergent les anses polarisées. Or, dans les objets dépourvus de contraction synaptique, la formation des anses leptotènes et leur conjugaison rapide en anses pachytènes débute précisément dans la zone vers laquelle convergent les anses elles-mêmes, et cela pendant que celles-ci se trouvent encore, dans le reste du noyau, engagées dans un réseau. Aussi comprend-on qu'il ne puisse se produire ici de ramassement. Ou mieux, on ne pourra constater de ramassement dans ces objets qu'au moment où, la transformation du réseau s'étant complètement réalisée, les anses pachytènes achèvent de se constituer par le rapprochement étroit des filaments leptotènes, accompagné d'un certain raccourcissement. Et, de fait, on observe parfois dans ces objets un certain ramassement des anses pachytènes.

Article II.

SPIRÈME CONTINU OU ANSES INDÉPENDANTES ? NOMBRE DES ANSES PACHYTÈNES.

Nous avons une seconde question préalable à trancher : le noyau leptotène et le noyau pachytène contiennent-ils un spirème continu ou bien plutôt des anses isolées, à extrémités libres?

En 1903, nous avons montré que, dans la prophase somatique des végétaux, contrairement à ce que l'on admettait généralement, il ne se forme pas de spirème continu, et nous avons expliqué les apparences de peloton unique par des rapprochements étroits, sans soudure vraie, entre extrémités chromosomiques. L'année suivante, nous émettions la même opinion pour

la prophase maturative. Le premier de ces deux points a été admis assez généralement. Il n'en est pas de même du second. Pour les végétaux, entre autres, nombreux sont encore les partisans d'un peloton continu dans la prophase hétérotypique. Parmi les zoologistes et les embryologistes, on trouve de plus nombreuses descriptions d'anses leptotènes et pachytènes isolées; mais il y a encore quelques partisans d'un spirème continu.

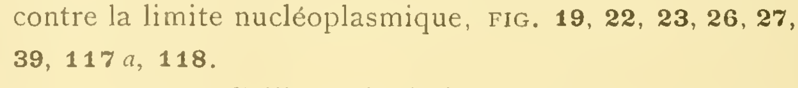
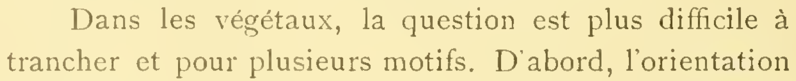
Voyons maintenant les faits. C'est dans les animaux qu'il faut chercher les images les plus claires au point de vue actuel et cela grâce à la polarité qu'y manifestent les anses leptotènes et les anses pachytènes. Or, les observations de nombreux auteurs (Schreiner, Maréchal, Lerat, Janssens, Dublin, Grégoire et Deton, Grégoire, Deton, Davis, etc.) montrent d'une façon évidente que les anses leptotènes, comme les anses pachytènes orientées, viennent buter, par des extrémités libres extrêmement distinctes,

contre la limite nucléoplasmique, fig. **19**, **22**, **23**, **26**, **27**, **39**, **117** *a*, **118**.


Fig. 118. Stade zygotène dans le *Scyllium* (Maréchal, 07).

On trouve d'ailleurs des indices de discontinuité dans les figures d'auteurs qui admettent un spirème continu (Farmer, Popoff). Nous sommes convaincu que, si on examine de plus près, dans une bonne orientation, les images leptotènes et pachytènes, on observera, dans tous les objets animaux, la discontinuité des anses [1].


Dans les végétaux, la question est plus difficile à trancher et pour plusieurs motifs. D'abord, l'orientation en bouquet y est rarement nette et ainsi on n'est pas favorisé, comme dans les animaux, par la convergence vers un même pôle des ouvertures des anses et des extrémités libres de celles-ci. De plus, les filaments leptotènes et pachytènes — et peut-être cette circonstance explique-t-elle la première — semblent y devenir relativement beaucoup plus longs que dans les animaux. Il suffit d'examiner un noyau pachytène de Lis en se disant qu'il ne contient que 12 « chromosomes », pour se rendre compte de la longueur que doivent avoir ceux-ci en ce moment. Et cela explique que l'argument tiré, en faveur du spirème unique, du fait qu'on peut suivre de très longs tractus continus, n'a pas de valeur. Enfin, le ramassement synaptique est souvent, dans les végétaux, plus considérable que dans les animaux.

---

(1) Tandis que, dans un mémoire d'octobre 1909, Gérard admet un peloton continu dans les Orthoptères, Buchner, au contraire, dans un travail sur le même groupe, paru en même temps, insiste sur la présence d'anses leptotènes et pachytènes à extrémités libres et orientant nettement leurs terminaisons vers un même pôle du noyau.

Malgré cela, nous avons trouvé dans l'*Osmunda*, FIG. **121**, un objet montrant une polarité assez régulière des anses leptotènes et une contraction très peu marquée. Or, nous avons pu y observer très nettement et, à notre avis, sans conteste possible, les extrémités libres des anses butant contre la membrane nucléaire. D'autre part, plusieurs objets (*Lilium*, *Osmunda*, *Allium*, etc.) nous ont montré, dans les anses pachytènes déroulées, des extrémités libres, ainsi que l'ont constaté parfois aussi ROSENBERG (05, 09), OVERTON (05 et 09) et LUNDEGARDH (09).

Aussi nous admettons que, dans les végétaux comme dans les animaux, le stade leptotène et le stade pachytène comportent des anses indépendantes les unes des autres ([1]). Nous ne nions pas toutefois qu'il puisse se produire, entre les extrémités des anses, des continuités apparentes par suite soit d'un rapprochement étroit, soit de la présence d'anastomoses. Seulement, il faut interpréter ces cas à la lumière des objets plus clairs, c'est-à-dire de ceux où la polarité nette des anses permet d'étudier mieux la délimitation de leurs extrémités.

Une seconde question plus importante encore se pose au sujet de ces anses. Quel est leur nombre? Les anses pachytènes sont-elles en nombre réduit, et les anses leptotènes sont-elles en nombre normal, comme le comporte l'hypothèse zygoténiste? Il est extrêmement difficile, pour ne pas dire impossible, de faire le dénombrement des anses leptotènes, mais cela, nous le verrons, n'est pas nécessaire; il suffit de pouvoir faire, d'une façon claire, la numération des anses pachytènes.

Ici encore, les objets animaux se prêtent mieux à l'étude de ce point, grâce à l'orientation régulière de leurs anses. Or ([2]), dans plusieurs cas, on a nettement compté un nombre haploïdique d'anses pachytènes : dans tous les Batraciens, depuis FLEMMING jusqu'aux travaux les plus récents, dans le *Tomopteris* (SCHREINER), dans le *Cyclops strenuus* (LERAT), dans le *Pedicellina* (DUBLIN), dans l'*Ophryotrocha* (GRÉGOIRE-DETON, SCHREINER), dans le *Thysanozoon* (DETON), dans l'*Ascaris* (GRIGGS), le *Zoogonus* (GRÉGOIRE). Si l'on tient compte que ces numérations ont été faites dans des objets où le nombre des chromosomes est assez peu élevé, il nous semble que l'on peut étendre la conclusion même aux objets où un nombre plus considérable de chromosomes rend la numération difficile.

Dans les végétaux, le ramassement souvent plus considérable des anses

---

([1]) Voir, p. 235, la note sur l'emploi du mot *spirème*.

([2]) Quoi qu'en dise OETTINGER dans son mémoire récent, p. 586.

pachytènes et l'absence de polarisation nette rendent plus malaisé le dénombrement. Seulement, de nombreux auteurs, quelle que soit d'ailleurs leur interprétation, ont montré que chacune des anses ou chacun des tronçons pachytènes donne naissance à un « chromosome » diacinétique et que, d'autre part, ainsi que nous l'avons déjà vu plus haut, le nombre de ces derniers est certainement haploïdique : là aussi, par conséquent, le nombre des anses pachytènes est lui-même réduit. Aussi, pour admettre que, dans un cas donné, les anses pachytènes sont en nombre complet, il nous faudrait une preuve tout à fait péremptoire, et nous n'hésitons pas à définir le stade pachytène en disant que *le noyau contient alors un nombre réduit d'anses épaisses* qui, souvent, surtout dans les animaux, sont orientées en *bouquet*. Nous aurons d'ailleurs à revenir plus loin sur certains cas spéciaux où l'on a décrit un nombre diploïdique de chromosomes à la prophase maturative, et nous toucherons aussi plus tard la question des éléments parthénogénétiques.

Article III.

RÉALITÉ DE LA ZYGOTÉNIE OU PARASYNDÈSE.

Rappelons d'abord que la description de la zygoténie présente, dans les divers objets, quelques variantes, dont les différences ne sont qu'accessoires, mais qu'il est utile de définir pour la clarté de la discussion.

En ce qui concerne d'abord les *végétaux*, on peut distinguer *deux types*.

Dans un premier (d'après Grégoire, Berghs, Allen, Cardiff, Lagerberg), on voit les phénomènes débuter par la transformation du réseau chromatique en un ensemble de filaments minces, eux-mêmes chromatiques (noyaux leptotènes), fig. **119**, **121**, **123**, et c'est entre ces filaments minces que se réalise la conjugaison et la syndèse, fig. **120**, **122**, **124**. — Dans certains cas, les filaments leptotènes sont nettement polarisés, et c'est d'abord dans leurs extrémités libres que se réalise la syndèse, fig. **121**.

Dans un second type, présenté surtout par les plantes moins riches en chromatine (beaucoup de Dicotylées), on a donné une description différente se rattachant à une interprétation que Strasburger avait d'abord cru devoir étendre à toutes les plantes. D'après le savant professeur de Bonn (04, 05), — et son élève Miyake (05), — la première transformation du réseau consiste en ce que les granules chromatiques abandonnent le



FIG. 119. « Leptoténisation » du réseau dans l'*Allium* (GRÉGOIRE, 07).



FIG. 120. Début et progrès du stade zygotène dans l'*Allium* (GRÉGOIRE, 07).



FIG. 121. Noyau lepto-zygotène dans l'*Osmunda* (GRÉGOIRE, 07).



FIG. 122. Noyau zygotène dans l'*Osmunda* (GRÉGOIRE, 07).

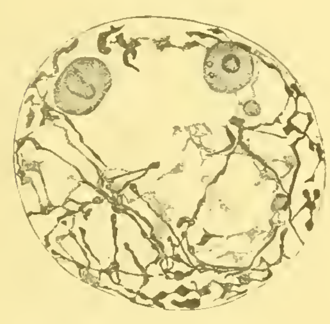


FIG. 123. « Leptoténisation » du réseau dans l'*Adoxa* (LAGERBERG, 09).



FIG. 124. Noyau zygotène dans l'*Adoxa* (LAGERBERG, 09).





FIG. 125. Gamosomes et zygosomes dans le *Galtonia* (MIYAKE, 05).

réseau pour se distribuer en *n* amas, dénommés *gamosomes*, en même temps que se produit la contraction synaptique, FIG. **125**, *a* ; alors, c'est entre ces gamosomes eux-mêmes que se réalise d'abord la syndèse : on les voit en effet se grouper deux par deux en *n*/2 amas doubles, désignés sous le nom de *zygosomes*, FIG. **125**, *b*. C'est ensuite seulement que chaque zygosome devient le point de départ de la formation de deux filaments associés, qui se distendent dans le noyau et sur lesquels se répandent en un ordre régulier les granules chromatiques des gamosomes. Les filaments minces (*gamomites*) sont ainsi associés en *n*/2 filaments doubles (*zygomites*).

La conception des gamosomes a été adoptée par OVERTON (05, 09), par ROSENBERG (07, 09), LUNDEGARDH (09), mais avec certaines modifications.



FIG. 126. Prochromosomes dans le sporocyte de *Drosera* (ROSENBERG, 09).

Ces auteurs observent, dans le noyau cytaire quiescent, des corps chromatiques très nets incorporés dans un réseau peu ou point colorable, FIG. **126**, et analogues à ceux que ROSENBERG (05), le premier, a étudiés dans les noyaux somatiques. Ces corps chromatiques sont en nombre diploïdique et nos auteurs les considèrent comme représentant les *n* chromosomes somatiques; il les appellent *prochromosomes* (OVERTON, 05). Ces prochromosomes sont, souvent dès le début (OVERTON, ROSENBERG), groupés deux par deux, FIG. **126**, puis, à partir d'eux comme de points centraux, le réseau nucléaire, d'abord incolorable, se transforme en des filaments chromatiques, associés immédiatement deux par deux et qui, en se rapprochant de plus en plus, donnent naissance aux anses pachytènes, FIG. **127**. C'est pendant que se réalise la formation des filaments minces et leur conjugaison que se montre la contraction synaptique et c'est là une grande différence avec la conception des gamosomes de STRASBURGER.

Cette description de la conjugaison avec prochromosomes diffère du premier type en ce que la formation et la syndèse des filaments minces sont pour ainsi dire amorcées par la conjugaison de portions plus chromatiques du réseau cytaire; ce qui fait que la conjugaison se manifeste dès le moment où les filaments minces se différencient. — BERGHS avait déjà, en 1905, sans mentionner de prochromosomes, décrit dans le *Drosera*, FIG. **128**,



Fig. 127. Formation des filaments minces conjugués dans le *Drosera* (Rosenberg, 09)

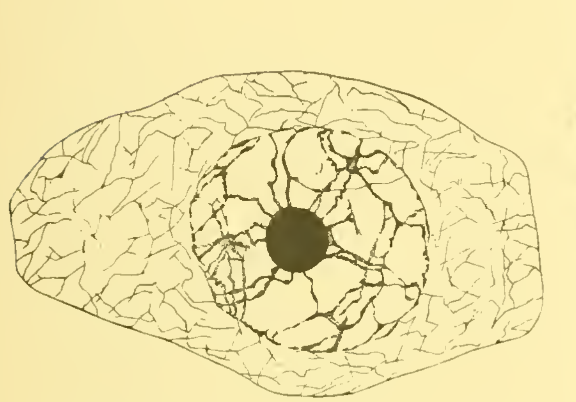


Fig. 128. Stade zygotène dans le *Drosera* (Berghs, 05).



Fig. 129. Noyau lepto-zygotène dans le *Batrachoseps* (Janssens, 05).



Fig. 130. Noyau lepto-zygotène dans le *Tomopteris* (Schreiner, 08).



Fig. 131. Noyau zygo-pachytène dans le *Tomopteris* (Schreiner, 08).

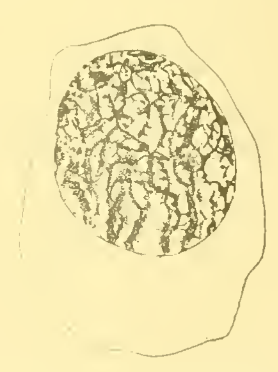


Fig. 132 Noyau zygo-pachytène dans la *Salamandra* (Schreiner, 06).

la transformation du réseau en des filaments minces qui, au fur et à mesure de leur apparition, se montrent associés deux par deux.

Dans les animaux, il faut aussi distinguer plusieurs types. Dans un premier, il n'y a pas de vrai stade leptotène. La transformation du réseau en filaments minces débute en un pôle du noyau, FIG. **129** et **130**, et, dès leur formation, ces portions de filaments minces se montrent associées deux par deux, FIG. **129** et **130**, formant tout de suite des tronçons pachytènes, FIG. **131** et **132**. Tout cela se fait pendant que l'autre pôle du noyau est encore occupé par des filaments minces en formation ou même par un réseau chromatique [1]. Ensuite, au fur et à mesure que se poursuit la transformation du réseau en filaments minces, la conjugaison de ceux-ci va en progressant. C'est ce qui est décrit, entre autres, dans le *Batrachoseps* (JANSSENS), dans le *Tomopteris* (SCHREINER), dans la *Salamandra* (SCHREINER), dans le *Thysanozoon* (DETON), le *Zoogonus* (SCHREINER, GRÉGOIRE), le *Sciurus* (VAN MOLLÉ), l'*Alytes* (JANSSENS et WILLEMS), l'*Anguis* (TRINCI).

Dans un second type (relié d'ailleurs au premier par des transitions), la transformation du réseau en filaments minces se fait plus régulièrement dans toute l'étendue du noyau avant que se réalise la conjugaison des filaments eux-mêmes. Il y a donc alors un vrai stade leptotène. C'est ce que l'on constate par exemple, dans les Mammifères (WINIWARTER, WINIWARTER et SAINMONT), FIG. **133**, dans les Poissons (MARÉCHAL), FIG. **118** et **133***bis* dans le *Spinax* (SCHREINER), FIG. **23**. — Tandis que le premier type appartient en propre aux animaux, le second est analogue au premier type des végétaux. — Ajoutons que MOORE et WALKER, dans les Mammifères, et ARNOLD, dans l'*Hydrophilus*, décrivent des « chromatic centres » qu'ils comparent aux gamosomes de STRASBURGER [2].

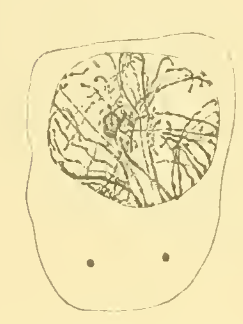


FIG. 133. Stade lepto-zygotène dans le chat (WINIWARTER et SAINMONT, 09).



FIG. 133*bis*. Stade zygotène dans le *Scyllium* (MARÉCHAL, 07).

[1] C'est à des noyaux de ce genre que JANSSENS (05) a donné le nom de noyaux amphitènes.

[2] Des recherches entreprises par un de nos élèves, P. BRAFFORT, sur des Mollusques, montrent qu'il faudra peut-être distinguer un troisième type, voisin du second type des végétaux, et caractérisé par ce fait que le réseau se transforme en des filaments non nettement polarisés et qui, au fur et à mesure qu'ils se dégagent, sont associés deux par deux.

Quelle que soit la diversité secondaire dans le détail des descriptions, tous les zygoténistes ont en commun d'admettre que le stade pachytène est précédé par un stade où le noyau cytaire montre des dualismes de filaments minces conduisant à la formation des anses pachytènes elles-mêmes; que, de plus, ces dualismes ne représentent pas des anses longitudinalement dédoublées, mais correspondent à la parasyndèse de deux filaments autonomes; en résumé donc que, d'une façon ou d'une autre, les $n/2$ anses pachytènes résultent de l'*association* deux par deux de n filaments minces.

Telle est la description des *faits* commune à tous les zygoténistes. Mais à cela, tous ces auteurs ajoutent un complément. Ralliés à la thèse de l'autonomie des chromosomes, ils considèrent chacun des filaments minces qui s'associent comme représentant un chromosome somatique; la syndèse constitue donc, d'après eux, un processus réductionnel : pseudo-méiotique pour ceux qui admettent une conjugaison temporaire, euméiotique pour ceux qui admettent une conjugaison définitive.

Cette description de l'accolement zygoténique ou parasyndétique a été et est encore en butte à de vives contradictions.

Quelques auteurs se contentent de révoquer en doute la rectitude de la *sériation* admise par les zygoténistes; ils nient que le stade d'anses pachytènes soit précédé par un stade montrant de vrais « dualismes » de filaments minces (MOTTIER, 05, SCHAFFNER, 06, DUESBERG, 08 et 09), ou bien ils pensent que les zygoténistes ont pris pour des figures d'accolement préspirématique des aspects de dédoublement longitudinal postspirématique ou de rapprochement ultérieur des filaments strepsinématiques entrelacés (FARMER, 05). D'autres auteurs (GOLDSCHMIDT, 06, 08, FICK, 07, 08, HÆCKER, 07, MEVES, 07 et 08), au contraire, ne nient pas que les stades préspirématiques comportent ou puissent comporter des dualismes de filaments au moins apparents, conduisant au spirème épais. Seulement, ils les expliquent d'une façon toute différente de l'interprétation zygoténiste.

GOLDSCHMIDT, — qui admet, d'autre part, la persistance autonome des chromosomes, — y voit simplement une « Ausdruck der Differenzierung von Anfang an längsgespaltener Doppelchromosomen » *(Zool. Ctlbl., 1906).* HÆCKER partage cette façon de voir. MEVES nie, au contraire, la persistance des chromosomes. Aussi fait-il remarquer en premier lieu que, même s'il était démontré que chaque anse pachytène résulte de l'association de deux filaments minces, rien ne démontrerait encore que ces derniers représentent des chromosomes de la précédente télophase. L'auteur rejette en effet la

description des SCHREINER, d'après laquelle on reconnaîtrait, durant tout le repos cytaire, dans la Salamandre, les bandes du réseau qui correspondent aux différents chromosomes de la télophase précédente. Seulement, MEVES va plus loin et prétend que les dualismes ne correspondent pas et ne peuvent pas correspondre à l'association de *deux filaments d'origine distincte*. Et cela d'abord pour une raison de « mécanisme », car, pense MEVES, la structure nucléaire est bien trop serrée pour que deux filaments puissent s'y placer parallèlement l'un à l'autre sur toute leur longueur, d'autant plus qu'à ce stade de nombreuses anastomoses retiennent les filaments. Ensuite, parce que les cinèses somatiques elles-mêmes comportent des aspects prophasiques semblables à ceux sur lesquels s'appuient les zygoténistes. Ces images somatiques, déjà représentées par FLEMMING, montrent des cordons chromosomiques en formation, dans lesquels la division longitudinale très précoce, FIG. 134, *b*, est « préformée » par la disposition des corpuscules chromatiques en une double rangée; la division longitudinale peut même apparaître au stade de la FIG. 134, *a*. C'est donc là le sens qu'il faut donner aux images identiques qu'on rencontre dans les cytes, ainsi que l'a déjà fait GOLDSCHMIDT, et les aspects de prétendue conjugaison, FIG. 135, doivent s'expliquer comme montrant la formation, aux dé-

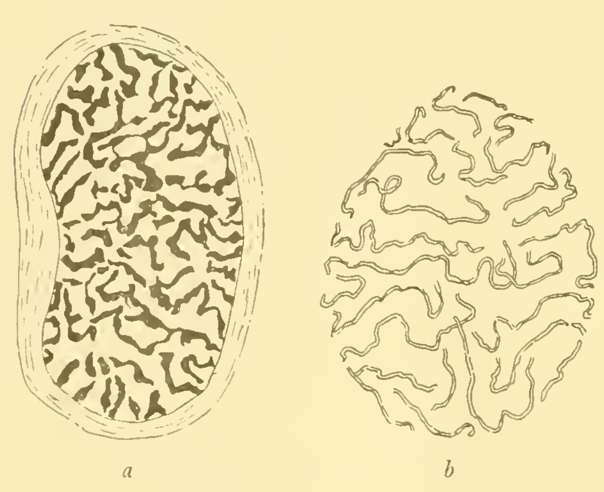


FIG. 134. Prophase somatique dans la *Salamandra* (FLEMMING, d'après MEVES, 07).



FIG. 135. Prophase hétérotypique dans la *Salamandra* (MEVES, 07).

pens du réseau, de rubans chromosomiques dédoublés, dès le début de leur apparition, par une division longitudinale. Même MEVES (08) admet la possibilité de rencontrer, dans les cytes, des cas où les deux filaments-sœurs de chaque anse soient, dès le début de leur formation, complètement isolés l'un de l'autre.

Fick explique d'une façon un peu différente les dualismes préspirématiques : ils correspondent, d'après lui, à un ramassement des parties filamenteuses du réseau pour constituer des bandes chromosomiques qui bientôt montreront une division longitudinale. L'auteur insiste sur le fait que, parfois, on verrait plus de deux filaments entrer dans la constitution d'une anse pachytène.

Ce que nous venons de dire montre que la question actuelle se divise en plusieurs : 1° Avant tout, une question de sériation : existe-t-il, précédant le stade des anses pachytènes, un stade nucléaire montrant ce que nous appellerons des « dualismes préspirématiques » ?

2° Ces aspects doivent-ils s'interpréter comme l'*association*, deux à deux, de filaments minces d'*origine indépendante?*

3° Que représentent ces filaments minces? Quelle est leur valeur?

Nous examinerons ces trois questions dans les objets où la zygoténie est, selon nous, établie[1], en réservant pour un paragraphe ultérieur la question de la possibilité d'étendre la zygoténie à un plus grand nombre d'objets.

§ 1. Sériation.

Il est certain, pour nous, que les aspects de dualismes préspirématiques, FIG. **120**, **122**, **124**, **127** à **134**, sont bien réels et bien réellement de ce stade. Pour le montrer, il pourrait suffire de faire remarquer que Goldschmidt, Meves, Fick et Haecker ne les rejettent pas et que même Meves admet la possibilité de voir apparaître, dès le début, des dualismes entre filaments isolés, « getrennt ». Mais les objections des autres auteurs nous forcent à insister sur ce point. Notons d'abord que les descriptions qui nient notre sériation pour les objets où, d'autre part, on la décrit, présentent certainement des lacunes. La fig. 2 de Farmer-Moore (05), que les auteurs placent immédiatement après leur fig. 1 montrant le réseau nucléaire, contient déjà des anses pachytènes toutes formées bien qu'encore en synapsis. De même Mottier (07) passe directement, pour le *Podophyllum*, de sa fig. 4 (réseau nucléaire) à sa fig. 6 (pachytène contracté). La série des fig. 20, 21, 22 et 23 du même auteur (07) pour le *Lilium* est aussi bien incomplète. On n'y voit pas la formation du spirème épais qui, dans la fig. 24, apparaît déjà dédoublé. Il y a aussi de l'espace entre la fig. 6 (leptotène) de Mac Clung (02) et ses fig. 7, 8, 9 (pachytène) et il en est de même pour les figures de

[1] Ce sont tous les objets que nous avons cités, pages 254-256, 267-269, sauf quelques-uns pour lesquels la documentation nous paraît encore insuffisante.

Davis. La comparaison entre les figures de Duesberg pour le rat et celles de Winiwarter, de Van Mollé, de Winiwarter et Sainmont, pour d'autres mammifères, montre aussi que la sériation de Duesberg est incomplète.

Mais examinons de plus près les dualismes dont nous parlons. Il est certain d'abord que ce sont de vrais dualismes, de vrais appariements et non pas, comme le pensent Mottier (07) et Duesberg (08), de simples parallélismes accidentels. Les figures que nous citons plus haut le montrent assez nettement, ainsi que d'autres figures des auteurs. Il est clair ensuite que ces aspects ne peuvent être considérés comme postérieurs au spirème épais dont ils représenteraient la division longitudinale : en effet, dans le premier type de zygoténie chez les végétaux, on suit graduellement, dans une même loge d'anthère, la transformation du réseau en filaments minces, d'abord plus ou moins indépendants, puis associés par paires, fig. **119** et **120**, **123** et **124**. Les noyaux à dualismes dont nous parlons se rattachent donc directement au réseau et se placent certainement avant les pachytènes. C'est ce que montrent peut-être mieux encore les végétaux du second type, — quoi qu'il en soit de la signification des prochromosomes, — ainsi que cela résulte des figures d'Overton et surtout de celles de Berghs et de Rosenberg pour le *Drosera*, fig. **126**, **127**, **128**. — Cela est confirmé par le fait que, dans le *Lilium speciosum*, les « noyaux où se constatent les dualismes dont nous parlons sont de volume beaucoup plus restreint que ceux qui montrent un spirème dédoublé » (Grégoire, 07). — Enfin il suffit de comparer les figures de dualismes préspirématiques, fig. **120**, avec les aspects strepsinématiques, fig. **29**, pour découvrir l'impossibilité de les confondre les uns avec les autres.

Les mêmes conclusions s'appliquent aux animaux. Dans le premier type que nous y avons distingué, les dualismes n'existent qu'en un pôle du noyau, tandis que l'autre pôle est encore occupé par le réseau nucléaire, fig. **129**, **130**. Ce stade de dualismes s'intercale donc bien entre le réseau et le pachytène. Dans le second type, les filaments associés deux par deux sont bien trop indépendants, fig. **119**, **133** et **134**, pour correspondre à une division longitudinale des anses pachytènes [1]. Et d'ailleurs les figures des auteurs, fig. **38**, montrent nettement que ces filaments minces proviennent du réseau.

[1] Nous n'examinons ici que la question de sériation et pas encore le point de savoir si les dualismes prepachyténiques correspondent à des moitiés longitudinales, comme le veut Meves : ce que nous nions ici, c'est que ces dualismes puissent être considérés comme le résultat de la division longitudinale d'*anses pachytènes*.

Tout cela est confirmé par une considération qu'on a fait valoir à plusieurs reprises : si les anses pachytènes résultaient simplement de l'épaississement des anses leptotènes, on devrait suivre les étapes graduelles de ce phénomène; or, il n'en est rien : on ne constate que deux épaisseurs de filaments, celle des filaments leptotènes et celle des anses pachytènes, double de la première; les anses pachytènes ne peuvent résulter que de l'union de deux filaments leptotènes.

Enfin, en suivant le développement de l'ovaire dans le temps (Winiwarter, 00) ou en suivant la sériation naturellement offerte par le testicule (dans le *Batrachoseps*, d'après Janssens, 05), on peut se convaincre que les dualismes dont nous parlons apparaissent avant les anses pachytènes. Il n'y a donc aucun doute sur l'existence, dans certains objets, d'un stade à dualismes précédant le stade pachytène.

§ 2 Sens des « dualismes » préspirématiques

Quelle est la signification de ces dualismes? S'agit-il de *deux filaments d'origine distincte* qui s'associent, ou bien simplement de la constitution d'un ruban large à double bordure chromatique, comme l'admettent, pour certains cas du moins, Goldschmidt et Meves?

Cette question, remarquons-le, ne touche pas au problème de la persistance autonome des chromosomes. Elle peut, en effet, se poser comme suit : est-ce que les formations *en lesquelles se différencie initialement le réseau* sont des *rubans larges* portant de la chromatine en une double rangée marginale, ou bien, au contraire, le réseau se différencie-t-il en *des filaments minces indépendants* dont l'association deux par deux donne naissance à des rubans larges? La question, on le voit, ne préjuge rien sur la valeur des filaments minces, sur le point de savoir si chacun d'eux représente un chromosome. Cela est tellement vrai que Meves, tout en niant une syndèse de chromosomes, a admis au moins la possibilité de rencontrer des rubans constitués, dès le début, de deux filaments *séparés* (getrennt).

C'est bien d'un rapprochement de filaments d'abord indépendants qu'il s'agit. Si les aspects de ce stade vérifiaient toujours la disposition que nous avons appelée le premier type des animaux, c'est-à-dire si toujours il apparaissait, dès le début du mouvement cinétique, en un pôle du noyau, de larges rubans doubles, on pourrait éprouver, *à première vue*, une certaine

difficulté, mais il n'en est pas toujours ainsi. Dans les végétaux du premier type, ce n'est pas dès le début de la transformation du noyau qu'apparaissent les larges rubans doubles. Le début des phénomènes consiste, au contraire, en ce que le réseau se transforme en des filaments minces bien distincts l'un de l'autre, et ce n'est qu'ensuite qu'on voit ces filaments unis deux par deux. Les aspects sont extrêmement clairs dans l'*Allium*, FIG. **119** et **120**, dans le *Lilium*, dans l'*Adoxa*, FIG. **123** et **124**.

En ce qui concerne les objets à prochromosomes, — quelle que soit d'ailleurs la signification de ceux-ci, — les figures de BERGHS et de ROSENBERG pour le *Drosera*, FIG. **127** et **128**, montrent nettement des filaments minces se dégageant du réseau et unis deux par deux tout en demeurant très distincts l'un de l'autre.

Dans les animaux, nous avons vu qu'il y a des cas où se produit un vrai stade leptotène, où par conséquent le réseau se transforme d'abord en filaments minces indépendants les uns des autres avant que se manifeste leur union deux par deux. De plus, même dans les cas où les anses pachytènes apparaissent à un stade précoce en un pôle du noyau, il n'est pas vrai de dire que le réseau se transforme directement en des anses épaisses, elles-mêmes indivises, mais portant une double rangée de corpuscules chromatiques. La FIG. **135**, destinée, dans l'esprit de MEVES, à prouver cette dernière interprétation, correspond aux fig. 8 et 9 des SCHREINER, FIG. **132**; or, ceux-ci montrent dans leurs fig. 6 et 7 un stade préalable dans lequel le réseau se transforme en filaments minces indépendants. Cela résulte encore plus clairement de la FIG. **129**, de JANSSENS, pour un autre Batracien, le *Batrachoseps*, et de la fig. 3 de JANSSENS et WILLEMS pour l'*Alytes*. La même chose se constate pour le *Tomopteris*, d'après les SCHREINER, FIG. **130**, et dans le *Thysanozoon*, d'après DETON (07), dans les Mammifères d'après VAN MOLLÉ (07). — D'ailleurs, dans plusieurs des figures que nous venons de citer, on constate que vers le pôle nucléaire encore occupé par le réseau, les anses pachytènes se continuent par deux filaments qui se perdent dans la trame du réseau lui-même. *Ce qui est primitif*, par conséquent, *ce sont les filaments minces et non pas les rubans épais.*

Il faut d'ailleurs encore insister sur le fait que MEVES concède la possibilité d'observer ce que nous venons de dire.

Il est donc certain, à notre avis, que, dans les objets dont nous parlons, ce qui se dégage du réseau nucléaire, ce ne sont pas des rubans larges indivis portant une double bordure chromatique, mais ce sont des filaments

minces indépendants, ceux-ci se montrant bientôt associés deux à deux et donnant ainsi naissance aux anses pachytènes.

Le nom le plus commode pour désigner les filaments conjugués est celui de *gamomites*, proposé par STRASBURGER (05). Nous l'emploierons désormais.

§ 3. Valeur chromosomale des gamomites.

La question qui demeure à trancher est celle de savoir quelle est la valeur de chacun des gamomites. Sont-ce, comme l'a pensé FICK, des portions quelconques du réseau qui se ramasseraient en un chromosome? Sont-ce, comme le pense MEVES, des moitiés longitudinales sœurs, mais naissant isolées l'une de l'autre? Sont-ce, comme nous le pensons avec les zygoténistes, des *chromosomes* qui s'unissent deux à deux? — C'est cette dernière interprétation, nous allons le voir, qui est la vraie.

La question que nous avons à traiter ici semble, pour certains auteurs (DUESBERG, 08), se confondre avec celle de la persistance autonome des chromosomes comme si, les partisans de l'autonomie chromosomique devant admettre la troisième des hypothèses que nous venons de distinguer, les adversaires de l'autonomie au contraire devaient nécessairement se rallier à l'une ou l'autre des deux premières hypothèses. Cela n'est pas complètement vrai et il faut ici distinguer.

Tout le monde, en effet, admet que le début d'une *prophase somatique* consiste dans la transformation du réseau nucléaire en un certain nombre de formations indépendantes ou d'unités, qu'on appelle des *chromosomes*. Cela est vrai, même si on n'admet pas que ces unités prophasiques ne sont autres que les chromosomes de la télophase précédente, en quoi réside vraiment la portée de la thèse qui affirme l'autonomie des chromosomes.

Cela étant, on peut d'abord se demander simplement si la prophase de la première cinèse de maturation ne comporte pas, elle aussi, comme première étape, la formation, ainsi que dans une cinèse goniale, de n unités, de n chromosomes, lesquels ensuite se grouperaient deux par deux en $n/2$ anses, et on peut se demander si ce n'est pas là le sens des dualismes dont nous recherchons en ce moment la valeur. Et on peut très bien penser que les filaments préspirématiques sont, dans ce sens, des chromosomes, tout en continuant à nier la persistance autonome des chromosomes d'une cinèse à l'autre. En d'autres termes, partisans et adversaires de l'autonomie peuvent admettre une syndèse de chromosomes *prophasiques*, les premiers

admettant *en plus* que ces chromosomes prophasiques ne sont autres que les chromosomes-filles de la télophase précédente.

Et on voit ainsi que la question présente se dédouble : il s'agit d'abord de savoir si, dans les phénomènes eux-mêmes de la prophase maturative, certaines données montrent que les filaments minces possèdent *la même valeur que possèdent, dans une cinèse somatique, les n unités que, dans celle-ci, nous appelons des chromosomes.* Il faudra, en second lieu, se demander si ces *n* chromosomes prophasiques qui « syndétisent » sont bien les mêmes individus que les *n* chromosomes de la télophase précédente.

Avant de passer à l'examen de ces deux questions, notons que, pour les partisans de l'autonomie chromosomique, une double réponse affirmative s'impose. Si, en effet, les *n* chromosomes goniaux persistent dans le réseau cytaire, ils doivent reparaître au début de la prophase hétérotypique; cela étant, puisqu'on voit, à cette prophase, *n* filaments minces s'associer deux à deux en *n*/2 anses, il serait bien difficile d'échapper à la conclusion que ces *n* filaments minces représentent les *n* chromosomes-filles de la dernière cinèse goniale.

Si nous passons maintenant à l'examen de la première question, nous allons voir que les filaments associés ne sont ni des moitiés longitudinales, ni des fragments quelconques du réseau, mais ont bien la valeur de *chromosomes prophasiques.*

Insistons avant tout sur un fait : c'est que les filaments minces s'associent non pas en nombre quelconque, mais bien *deux à deux.* Fick avait en 1907 insisté sur ce que parfois plus de deux filaments paraissent confluer en une seule anse épaisse dans le *Tomopteris*, et Janssens (03) avait d'ailleurs déjà noté des aspects semblables dans le *Pletodon.* Seulement, il faut remarquer que des apparences de ce genre ne se rencontrent que dans des objets où les anses pachytènes se constituent déjà en un pôle du noyau, alors que l'autre pôle est encore occupé par un réseau. Au contraire, dans les végétaux et dans ceux des animaux où existe un vrai stade leptotène, c'est toujours devant de vrais « *dualismes* » que l'on se trouve et toujours devant des associations régulières de deux filaments [1]. D'autre part, même dans les objets de la première catégorie, ainsi que le font remarquer les Schreiner (08, p. 16), lorsque la conjugaison est à peu près achevée, on ne trouve jamais plus de deux filaments associés. Aussi faut-il expliquer les apparences pré-

[1] C'est le motif pour lequel nous avons dit plus haut qu'il n'est pas nécessaire de faire la numération des anses leptotènes et qu'il suffit de compter les anses pachytènes.

sentées par les stades plus précoces comme dues à ce que les filaments minces sont encore en train de se différencier et sont encore anastomosés.

Ce que nous venons de dire interdit d'interpréter les dualismes comme un ramassement de la structure nucléaire en des bandes chromosomiques. FICK, d'ailleurs, dans sa réponse aux SCHREINER (08), avoue qu'il n'y a pas d'exemple de formation de « Balken » à l'aide de « verschmelzenden Chromatinfibrillen ».

Pour considérer les dualismes comme l'homologue d'une division longitudinale, MEVES se base sur ce que la division longitudinale, dans la cinèse somatique, peut, d'après les recherches de FLEMMING, être très précoce, se réaliser même à un stade correspondant à celui de la FIG. 134, *a*, et produire des figures comparables à celles de la prophase hétérotypique.

Ce que nous avons vu plus haut suffit à montrer que cette comparaison est tout à fait illégitime. Nous avons vu en effet que les dualismes prépachyténiques ne représentent pas un *ruban double*, mais correspondent à une association de *filaments distincts*. — MEVES, d'ailleurs, l'a concédé, comme nous l'avons vu. Seulement, cela enlève toute valeur à la comparaison avec les images somatiques [1].

Il n'y a donc pas, entre les aspects des deux prophases, cette ressemblance qu'il faudrait pour être autorisé, *par cela seul*, à conclure que, d'un côté comme de l'autre, il s'agit d'une division longitudinale précoce.

Il nous faut montrer maintenant que tel *ne peut pas être* le sens des aspects observés, mais qu'il s'agit d'une *union de chromosomes*.

Cela résulte de l'examen de certains objets plus favorables, où l'on peut voir que chacun des filaments minces a son origine dans une portion nucléaire correspondant à ce qui, dans les cinèses somatiques, représente l'ébauche d'un chromosome. Dans l'*Allium*, nous avons pu constater que, dans certains cas, le passage du stade réseau au stade leptotène se fait par l'intermédiaire de bandes chromosomiques alvéolisées, FIG. 136, analogues à celles qui marquent la première origine des chromosomes somatiques, et que c'est de la transformation de ces bandes que résultent les filaments minces par un processus

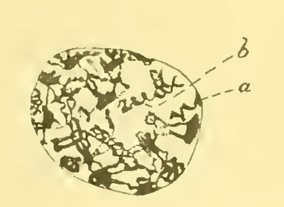


FIG. 136. « Bandes » chromosomiques dans le sporocyte de l'*Allium* (GRÉGOIRE, 07).

[1] Dans sa réponse à WINIWARTER-SAINMONT, DUESBERG (09) ne semble pas tenir compte de cette modification dans l'interprétation de MEVES.

analogue à celui que l'on retrouve dans les cinèses somatiques, FIG. **119**, en *a*, *b*, *c*, *d*. Il est bien vrai que nous n'avons pas compté le nombre de ces bandes. Mais cela n'empêche que l'analogie avec les prophases somatiques soit très frappante. Les SCHREINER ont constaté, de leur côté, des phénomènes analogues dans le *Tomopteris* et la Salamandre; quoi qu'il en soit, en effet, de la persistance distincte de bandes alvéolaires chromosomiques durant le repos postgonial, — admise par SCHREINER et niée par MEVES, — il est clair en tout cas que des bandes chromosomiques existent au début de la prophase et que chacune d'elles donne naissance à un filament mince. Des phénomènes du même genre se retrouvent très clairement dans les figures de DAVIS (08) et de ROBERTSON (08) pour les Orthoptères. Les auteurs y décrivent la formation de filaments minces par le déroulement d'anses alvéolaires réticulées. Enfin, les objets à prochromosomes sont intéressants à ce point de vue, par la comparaison qu'eux aussi permettent d'établir entre la genèse des chromosomes somatiques et celle des filaments minces associés. De même que, dans les prophases somatiques, un prochromosome est le point de départ d'un chromosome, ainsi, dans la prophase maturative, deux prochromosomes voisins sont le point de départ de deux filaments minces associés (1).

Il n'y a donc pas de doute, à notre avis, que chaque filament mince ne soit l'homologue d'un chromosome. La réponse à la première question distinguée plus haut, p. 349, est donc que le noyau cytaire se décompose, comme les noyaux somatiques, en *n chromosomes* et que ceux-ci s'associent deux par deux, par *parasyndèse*.

Ces chromosomes prophasiques sont-ils les chromosomes-filles de la télophase précédente? C'est la seconde question. Mais son examen ne rentre pas dans notre travail actuel. Nous avons dit ailleurs (08) sur quels fondements se base notre conviction de la persistance autonome des chromosomes. Notre façon de voir n'a pas changé à cet égard. Nous admettons la persistance des chromosomes goniaux dans le noyau cytaire; chacun des gamomites représente pour nous un chromosome somatique.

Pour terminer ce paragraphe, nous devons rencontrer une objection que HÆCKER, MEVES et MOROFF ont élevée contre la possibilité même d'une

(1) Toutefois, n'ayant pas terminé les recherches que nous avons entreprises sur les prochromosomes, nous n'osons pas insister beaucoup sur les documents qui les concernent au point de vue actuel. — Rappelons que, lorsque nous avons, en 1907, expliqué les images de gamosomes et de zygosomes par des effets de surdécoloration, nous ne parlions que des Monocotylées.

parasyndèse chromosomique. La voici : comment comprendre que, dans la structure serrée du noyau, deux filaments donnés puissent, malgré les anastomoses qui les relient à leurs voisins, se placer parallèlement l'un à l'autre dans toute leur longueur? Les filaments, dit MEVES, ne possèdent certainement pas, à ce moment, la faculté de se déplacer librement. Cette difficulté est encore plus grande si on admet l'autonomie des chromosomes, car, dans cette hypothèse, les filaments qui s'associent ne représentent pas n'importe quelle partie du réseau, mais chacun d'eux correspond à un idiomère provenu d'un chromosome-fille de la télophase précédente (HÆCKER, 07). Nous renforcerons nous-même cette difficulté, en disant qu'il s'agit d'expliquer non seulement l'association parallèle de deux filaments, mais aussi le fait que ces deux filaments sont souvent entortillés, entrelacés. Si ce sont là réellement deux filaments indépendants, provenant de deux chromosomes voisins, ne paraît-il pas impossible de se figurer les mouvements qui seraient nécessaires pour amener leur entrelacement.

Nous ne cachons pas que ce point présente une certaine difficulté. Mais, chose à noter, il est embarrassant même dans l'hypothèse de MEVES. Il faut, en effet, remarquer que, si le premier début des phénomènes était bien, comme le pensait autrefois MEVES, la constitution de rubans larges, subissant ensuite, très rapidement, la division longitudinale, on rendrait facilement compte de l'entrelacement des moitiés par une torsion préalable des rubans eux-mêmes. Seulement, à l'heure actuelle, MEVES concède la possibilité de l'apparition, au début, de filaments séparés et même, dans la Salamandre, il admet que les bandes dédoublées, situées en un pôle du noyau, se continuent en l'autre pôle par un réseau aux dépens duquel elles doivent s'achever. Il incombe donc à MEVES, non moins qu'à nous-même, d'expliquer comment, aux dépens d'un réseau, *s'organisent des filaments disposés régulièrement deux à deux* et *entrelacés*. — De plus, une difficulté du même genre atteint l'hypothèse du repliement, telle qu'elle est proposée par FARMER, MOTTIER, SCHAFFNER, puisque, d'après ces auteurs, les branches des anses de repliement s'entortilleraient et s'entrelaceraient l'une autour de l'autre et cela à un moment où il y aurait aussi entre les anses des anastomoses latérales.

La difficulté est néanmoins plus grande pour nous, qui considérons les filaments associés non pas comme des portions quelconques du réseau, mais comme des chromosomes somatiques autonomes, et il nous reste à expliquer comment les *chromosomes filles de la dernière télophase goniale* peuvent bien

se disposer deux par deux de telle façon que les filaments minces, beaucoup plus longs qu'eux-mêmes, qu'ils produisent, se trouvent enlacés entre eux.

A ce sujet, il faut remarquer d'abord que les chromosomes destinés à se conjuguer n'ont pas à « se chercher » dans la structure nucléaire, même si on admet que la syndèse se réalise entre chromosomes parentaux correspondants. Des recherches sur certaines plantes (STRASBURGER, 05, 07, et son élève MÜLLER, 09, SYKES, 08) ont montré que les chromosomes, même dans les cinèses somatiques, sont, à la fin de la prophase et à la métaphase, distribués par paires d'après leurs dimensions et une disposition semblable a été constatée pour les animaux par JANSSENS et WILLEMS (08). Il est clair qu'un arrangement de ce genre doit être conservé et même accentué à la télophase et dans le réseau quiescent, en sorte que le réseau cytaire lui-même est constitué de bandes chromosomiques placées deux par deux. De fait, dans des objets à prochromosomes, on a plusieurs fois constaté (ROSENBERG, OVERTON, LUNDEGARDH) que, même dans les noyaux somatiques, les prochromosomes sont disposés deux par deux. Et une constatation du même genre a été faite par ARNOLD (08) pour les spermatocytes de l'*Hydrophilus piceus*. Ces faits, — très importants pour la question actuelle, ainsi que le faisait remarquer STRASBURGER en 1905, — permettent de dire que, si les chromosomes prenaient, pour se conjuguer, la forme qu'ils possèdent dans la cinèse somatique, il n'y aurait aucune difficulté à concevoir leur syndèse; d'autant plus que l'on peut très bien supposer entre les chromosomes parentaux homologues, une attraction de même nature que celle qui amène au contact les deux pronuclei (1). Aussi la vraie difficulté de la question présente résulte précisément de ce que, au moment où ils se conjuguent, les chromosomes ont pris la forme de *filaments minces et longs*.

Le premier point qui fait obstacle est la présence d'*anastomoses* latérales. Seulement, il faut remarquer que, dans les portions de filaments minces qui sont prêtes à se conjuguer, les anastomoses latérales ont disparu, FIG. **121**, **129**, **130**; dans les cas où la conjugaison débute entre filaments encore rattachés au réseau, on constate qu'elle ne s'achève que lorsque les anastomoses se sont brisées. Et c'est là ce qui explique que, *contrairement à ce qui se passe pour un spirème somatique*, les anses pachytènes, au moment où elles viennent de se former, sont presque toujours dépourvues d'anastomoses (celles-ci pouvant d'ailleurs reparaître plus tard) : à vrai dire même, ce contraste entre les anses somatiques et les anses pachytènes

(1) Attraction qui ne s'exercerait définitivement qu'au moment de la syndèse.

confirme notre interprétation touchant l'origine différente de ces deux sortes d'anses.

Le second point qui fait difficulté est la présence d'*entrelacements* entre les filaments associés. A ce sujet, il faut remarquer, avant tout, que peut-être les entrelacements ne sont pas aussi accentués qu'il y semble à première vue et que plusieurs entortillements apparents ne sont peut-être qu'un effet optique dû à une alternance de rapprochements et d'écartements entre les gamomites; et on comprend très bien qu'il en soit ainsi si on songe que les chromosomes, pour se conjuguer, se transforment en filaments minces, assez longs et par conséquent sinueux.

En ce qui concerne maintenant les entrelacements réels, il faut songer que les chromosomes-filles de la dernière télophase goniale peuvent, au moment où se reconstitue le noyau, ne pas demeurer strictement parallèles, mais se croiser dans un degré plus ou moins notable. En outre, il est clair que l'orientation des anses pachytènes en bouquet n'est pas une simple répercussion de l'orientation des anses télophasiques en couronne polaire, car les chromosomes-filles ne sont pas tous en forme d'anses complètes, comme le sont les anses pachytènes. Cela étant, il faut admettre qu'une certaine polarisation du noyau se fait *de novo* à la prophase maturative et cela aussi peut entraîner des croisements entre les filaments chromosomiques. Enfin, si on examine les dualités au moment où elles débutent, FIG. **121**, **129**, on constatera qu'elles présentent peu d'entrelacements et il est clair que les entrelacements observés ultérieurement sont, en grande partie, le résultat d'une torsion subie par les anses doubles après leur formation.

Ces remarques ont pour but de montrer que la zygoténie n'est pas une impossibilité mécanique. Mais nous ne voulons pas dire qu'il n'y ait pas là un point délicat, demandant de nouvelles recherches sur des objets spécialement clairs.

Il nous resterait à nous demander si la syndèse se réalise entre *chromosomes parentaux correspondants*, ainsi que l'admettent généralement les syndétistes, à la suite de MONTGOMERY (01), qui émit le premier cette conception. A ce sujet, il faut remarquer que l'expression : « chromosomes correspondants » peut avoir un double sens : un sens *physiologique*, si on désigne par là des chromosomes porteurs d'*activités* correspondantes ; un sens purement *morphologique*, si on veut indiquer par là des chromosomes

présentant une similitude de caractères morphologiques. Ce second sens est plus simple et relève de l'observation directe. C'est par lui qu'il faut commencer. Or, il semble clair que, dans les cas où les chromosomes présentent des dimensions diverses et en même temps constantes d'une cinèse à l'autre, l'association zygoténique se réalise entre chromosomes de même catégorie. Cela résulte d'abord des cas où on observe, dans les noyaux somatiques, une série de dimensions chromosomiques représentée deux fois, tandis que, dans la cinèse hétérotypique, la série de dimensions n'est représentée qu'une fois (MONTGOMERY, 03, SUTTON, 02, JANSSENS et WILLEMS, 08, ROSENBERG, 09) [1] et surtout des cas où un arrangement des chromosomes deux par deux, d'après leurs dimensions, se constate même dans les cinèses somatiques (v. p. 353).

En ce qui touche maintenant le point de savoir si les chromosomes syndétisés sont physiologiquement correspondants, il faudrait avant tout, examiner la question très controversée de la diversité physiologique des chromosomes d'un même pronucleus et cela nous entraînerait hors du cadre de notre sujet actuel. Disons toutefois qu'à notre avis, les chromosomes sont porteurs d'*activités* différentes (nous ne disons pas : *caractères* différents, ni : *propriétés histologiques* différentes) et qu'il est fort probable que leur diversité morphologique, apparente dans certains cas, trahit cette diversité physiologique.

En résumé et comme conclusion de ce chapitre :

Dans les objets dont nous parlons ici, le stade pachytène est précédé par un *stade zygotène*, montrant, dans la structure nucléaire, des dualismes qui mènent à la formation des anses pachytènes elles-mêmes. Ces dualismes ne correspondent pas à des rubans larges portant une double rangée de corpuscules chromatiques, mais résultent d'*une association de filaments minces indépendants* ou *gamomites*. On ne peut pas non plus considérer les deux gamomites associés comme représentant *deux moitiés longitudinales sœurs*, apparaissant, dès le début, isolées l'une de l'autre ; il faut au contraire admettre que chacun des gamomites est un chromosome prophasique et même un *chromosome somatique* autonome. *Chacune des anses pachytènes résulte donc d'une parasyndèse de deux chromosomes somatiques* et il est probable que ceux-ci sont des chromosomes parentaux correspondants.

(1) Ce raisonnement suppose admise la nature pseudoréductionnelle de la parasyndèse ; nous établirons ce point dans le chapitre suivant.

Chapitre IV.

NATURE DU DÉDOUBLEMENT LONGITUDINAL. ZYGOTÉNIE PSEUDORÉDUCTIONNELLE.

Il nous reste une dernière question à élucider pour compléter l'interprétation des phénomènes et c'est de savoir quelles sont les relations qui existent entre, d'une part, les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal et, d'autre part, les deux gamomites qui sont entrés dans la composition d'une anse pachytène.

Sont-ce ces derniers qui reparaissent lors du dédoublement longitudinal? Quelques auteurs le nient (Vejdovsky, Bonnevie, Winiwarter et Sainmont), qui admettent une fusion définitive des filaments conjugués en une unité chromosomique nouvelle, et qui considèrent donc le dédoublement longitudinal comme une division longitudinale véritable. La plupart des zygoténistes, au contraire, admettent que le dédoublement longitudinal n'est que la réapparition des deux filaments conjugués. Plusieurs de ces auteurs décrivent, néanmoins, une certaine fusion entre les filaments, allant même jusqu'à donner naissance à un ruban achromatique indivis, portant une unique rangée de chromomères; seulement ils pensent que cette fusion n'est que temporaire.

En 1904, nous avons, avec Berghs, admis que ce sont les gamomites qui reparaissent lors du dédoublement longitudinal et même que « les tronçons spirématiques, en apparence simples, sont doubles en réalité ». Pour établir le premier point, nous avons, alors, insisté sur les grands écartements que l'on constate, dans certaines parties des anses, entre les deux « moitiés » du dédoublement longitudinal et cela dès le moment de leur apparition nette. Nous avons fait ressortir combien ces aspects sont différents de ceux que l'on observe dans une division longitudinale somatique, où les moitiés affectent toujours des allures plus régulières, et nous en avons déduit que les deux filaments strepsinématiques ne sont pas le produit d'un véritable clivage longitudinal, mais représentent les deux filaments précédemment appariés, redevenus nettement distincts. Cette argumentation, qui n'exclut peut être pas toute fusion entre les deux filaments conjugués, montre en tout cas que, s'il y a eu fusion, elle n'a été que temporaire.

Plusieurs auteurs ont reconnu la valeur de cette argumentation, entre autres STRASBURGER, à plusieurs reprises. Seulement, BONNEVIE (08) et HÆCKER (07 et 09) la révoquent en doute en s'appuyant sur ce fait que l'on trouve, même dans les chromosomes somatiques, des moitiés longitudinales fort indépendantes, écartées l'une de l'autre et entrelacées. Ces aspects, BONNEVIE les trouve surtout accentués dans les premières cinèses de segmentation. Elle les explique, de même que les figures strepsinématiques, par la précocité de la division longitudinale et par une certaine distension des parties du chromosome, deux phénomènes qui caractériseraient le début d'une nouvelle génération, à partir des cinèses de maturation. Nous-même connaissions bien ces aspects de chromosomes somatiques pour les avoir constatés et dessinés chez le *Trillium*, FIG. **116**. Seulement, même en tenant compte des chromosomes de segmentation du *Nereis* où les moitiés longitudinales sont encore plus écartées, nous devons dire que les aspects du dédoublement longitudinal des anses pachytènes sont tout spéciaux et ne peuvent pas s'expliquer simplement par la tendance à la « Spreizung » des parties décrite par BONNEVIE.

Ce sur quoi nous insistons, ce n'est pas simplement la présence, dans les anses strepsitènes, d'écartements et d'entrelacements, mais le fait que ceux-ci se montrent très accentués *dès le moment où se produit le dédoublement longitudinal*; c'est que, tandis que sur certains tractus les anses pachytènes paraissent comme indivises, sur d'autres, au contraire, et cela sur de grandes longueurs, on observe deux filaments extrêmement indépendants, FIG. **137**. Au contraire, dans une authentique division longitudinale de chromosome somatique, on voit les deux moitiés apparaître d'abord bien juxtaposées, puis, si elles s'écartent l'une de l'autre, on constate que cet écartement est progressif et qu'il se réalise d'une façon régulière sur toute la longueur du chromosome. Il suffira de comparer la FIG. **137**, montrant le début du dédoublement longitudinal dans l'*Osmunda*, avec n'importe quelle figure du début d'une division longitudinale somatique, pour saisir la différence notable sur laquelle nous insistons ici. Aussi ne pouvons-nous nous expliquer les apparences du dédoublement longitudinal qu'en admettant qu'il n'est pas un clivage longitudinal authentique, mais la séparation à nouveau de deux



FIG. 137. « Dédoublement longitudinal » dans l'*Osmunda* (GRÉGOIRE, 07).

filaments restés en réalité autonomes, même s'il s'était produit une fusion temporaire.

Mais nous allons plus loin et nous croyons pouvoir constater, ce que nous avons admis en 1904, que les *anses pachytènes demeurent, tout le temps, « réellement doubles »*, formées réellement de *deux filaments indépendants* bien qu'étroitement enlacés, et que, par conséquent, il ne se produit *aucune fusion*, pas même temporaire; les filaments demeurent, pensons-nous, aussi indépendants que le seraient deux doigts très étroitement entrelacés. Cela ressort de l'étude de certains objets plus favorables que nous considérerons d'abord.

Un des objets classiques en la matière est le Lis. Pour bien poser la question à son sujet, il faut rappeler que la plupart des auteurs, zygoténistes et autres, décrivent dans cette plante un spirème épais formé d'un substratum lininien indivis, portant une unique rangée régulière de chromomères ou disques chromatiques, **FIG. 138**; la division longitudinale est inaugurée ensuite par le clivage en deux de ces disques chromomériques, **FIG. 139**, les moitiés se diposant sur les deux bords du ruban achromatique.



FIG. 138. Anse pachytène dans le *Lilium canadense* (ALLEN, 05).



FIG. 139. Début du clivage des chromomères (ALLEN, 05).

C'est alors seulement que surviendrait le clivage de ce ruban lui-même, **FIG. 140**. Si les aspects étaient bien tels, on ne pourrait conserver aucun doute sur la non-dualité du spirème épais, à un stade donné, et par conséquent sur la réalisation d'une certaine fusion.

Nous avons repris dans le Lis l'étude de ce point : nous nous sommes efforcé de suivre pas à pas l'évolution des cordons pachytènes, depuis le moment où ils se constituent par l'accolement des filaments minces, jusqu'au stade strepsitène. Les anses pachytènes sont d'abord, comme nous le savons,

plus ou moins ramassées en synapsis, puis se déroulent dans la cavité nucléaire. Ce n'est souvent qu'au moment où elles se détendent qu'apparaissent régulièrement les alternances de parties chromatiques et de parties achromatiques qui donnent l'aspect de chromomères disposés sur un substratum achromatique. Au moment où elles sont encore ramassées, les anses paraissent souvent homogènes.



FIG. 140. Anse dédoublée (ALLEN, 05).

Or, si on observe d'abord les anses pachytènes synaptiques au moment où elles viennent de se former, — c'est-à-dire dans des loges polliniques qui, à côté de noyaux pachytènes, contiennent des noyaux zygotènes, — on y trouve, pourvu que la préparation soit assez notablement différenciée [1], des dualités très nettes, FIG. **141**. Dans les noyaux immédiatement postérieurs montrant des anses encore ramassées, mais dans lesquelles les chromomères ont apparu, on retrouve des dualités encore plus nettes, FIG. **142**. Ensuite surviennent les noyaux à spirème détendu; les dualités y sont extrêmement claires grâce à l'écartement considérable des moitiés, et bientôt se manifeste le strepsinéma typique, FIG. **143**. A tous les moments de son existence, le spirème épais est donc double.



FIG. 141. Structure des anses « pachytènes » encore contractées (*Lilium speciosum*, GRÉGOIRE, 07).



FIG. 142. Structure des anses « pachytènes » se déroulant (GRÉGOIRE, 07).

Mais, dira-t-on, certaines portions des anses chromosomiques semblent montrer fort nettement des chromomères indivis et il faudrait admettre que là, du moins, la dualité ne persiste pas, FIG. **143**. Nous répondrons qu'au sujet de ces aspects il faut remarquer deux choses. D'abord de semblables chromomères apparemment indivis se retrouvent, précisément dans notre FIG. **143**, au stade de strepsinéma bien accentué. Or, à un stade si avancé, — il est tout à fait évident, selon nous, que les tronçons chromo-

[1] A ce stade, les anses prennent vivement la couleur, ainsi que d'autres auteurs, entre autres MIYAKE (05), l'ont constaté. Il en résulte facilement un certain empâtement des aspects, qui voile les distinctions peu accentuées.

somiques sont à un même degré d'évolution dans toute leur longueur : il est impossible d'admettre que, en quelques points des tronçons, il y aurait encore des portions réellement indivises, alors que, dans la plus grande partie de ces mêmes tronçons, les « moitiés » longitudinales auraient déjà pris des écartements extrêmement considérables. Par conséquent, même en ces endroits où les chromomères paraissent indivis, il y a en réalité deux filaments entrelacés. On ne distingue pas leurs limites, mais la même chose se produit parfois entre les deux branches des gemini définitifs, lesquelles cependant conservent non moins certainement leur individualité » (GRÉGOIRE, 07, p. 382). Or, ce que nous disons des chromomères du strepsinéma, il faut l'appliquer aux stades antérieurs et au stade pachytène lui-même. Il est clair que, dans la FIG. **137**, empruntée à un noyau pachytène d'*Osmunda*, les anses doivent être réellement doubles sur toute leur longueur, étant donné le grand écartement montré par les filaments entrelacés dans une de ces anses.



FIG. 143. Strepsinéma dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 07).

En second lieu, une analyse plus fouillée de ces chromomères apparemment indivis montre qu'ils sont réellement doubles. En effet, souvent ils se terminent d'un côté par une bifurcation ou même ils sont bifides de part et d'autre et ils se prolongent par là en deux filaments bien distincts, FIG. **143**. Loin donc de montrer un ruban achromatique *indivis* portant une rangée de disques ou deux rangées de chromomères-filles, — disposition que nous n'avons jamais observée, — ces aspects montrent deux *filaments* associés, arrivant par endroits à un contact assez étroit. C'est d'ailleurs ce qui ressort de l'examen des dualités elles-mêmes, qui n'apparaissent pas comme de vraies *fentes* produites dans un ruban, mais comme les « *mailles d'entrelacement* » de deux filaments associés.

Mais, dira-t-on encore, le fait que les chromomères des deux filaments strepsinématiques *se correspondent* si régulièrement, semble ne pouvoir s'expliquer qu'en admettant leur origine par clivage d'un chromomère unique. Notons avant tout que ce raisonnement aurait de la valeur s'il était établi que les chromomères portés par les filaments strepsinématiques

sont bien réellement des *corpuscules autonomes*, fixés sur un substratum achromatique. Or, ce n'est pas à cette conclusion que mène l'examen attentif des chromomères. Nous avons étudié longuement ce point en 1907. Rappelons, FIG. **143**, que les chromomères sont de dimensions et de formes très variables, qu'ils sont toujours effilés à leurs deux extrémités, qu'ils ont même souvent la forme de tractus filamenteux, qu'ils se rattachent les uns aux autres non pas par des tractus d'un ruban large, mais par des portions minces et étirées, que ces dernières sont souvent chromatiques elles-mêmes, qu'enfin la correspondance des chromomères fait souvent défaut. Tout cela empêche de les tenir pour des unités morphologiques et force à les considérer comme des *tractus plus épais et plus chromatiques* d'un filament chromosomique, comme des *renflements* échelonnés sur ce filament [1].

Il reste néanmoins à expliquer le fait de leur *correspondance* assez fréquente d'un filament à l'autre. Et on pourrait nous objecter que, pour rendre compte de cette correspondance, l'hypothèse la plus simple, même si on admet que les chromomères ne sont que des tractus plus renflés et plus chromatiques de filaments strepsinématiques, serait évidemment d'admettre la division longitudinale d'un filament-mère porteur lui aussi de pareils renflements. Nous répondrons que l'on peut, par une autre hypothèse tout aussi simple, rendre compte de la correspondance des chromomères, sans s'opposer aux données d'observation qui concernent la persistance de la dualité dans les anses pachytènes. Cette hypothèse consiste à expliquer les chromomères eux-mêmes par une sorte d'*étirement*, subi *de concert* par les deux filaments associés; l'étirement serait la cause de l'apparition des chromomères et la correspondance entre ceux-ci, d'un filament à l'autre, résulterait du fait que les deux filaments subissent un même étirement. On rendrait ainsi aisément compte de plusieurs choses : la variabilité d'aspect et de dimension que nous avons relevée plus haut dans les chromomères; leur forme généralement effilée; l'absence de correspondance entre certains chromomères ou bien la correspondance d'un long chromomère unique avec une chaînette de petits; le plus grand développement des chromomères dans les endroits où les deux filaments se croisent ou bien se touchent, ce qui doit amener une résistance à l'étirement. Cette hypothèse s'accorderait, d'autre part, avec le fait que les chromomères n'apparaissent distinctement qu'au moment où les anses se détendent dans la cavité nucléaire agrandie

---

(1) Rien n'empêche cependant de conserver le nom de chromomères dans un sens purement descriptif, pour désigner les tractus plus chromatiques des filaments chromosomiques.

et où elles subissent certainement un étirement. Et à ce propos, il faut rapprocher le stade où nous sommes de celui qui, dans l'ovogénèse, constitue le début de la transformation du noyau en vésicule germinative, c'est-à-dire le passage au noyau dyctié. Cette transformation comporte souvent, dans l'ovocyte, une distension considérable des anses chromosomiques qui montrent alors une grande tendance à apparaître granuleuses. Or, le phénomène, qui est si accentué dans l'ovogénèse, paraît au moins débuter dans toute tétradogénèse, et l'apparition des chromomères semble en être la manifestation.

Il n'y a donc rien dans les allures des chromomères qui force à admettre l'existence, à un moment donné, d'anses pachytènes indivises dans le Lis. C'est la conclusion contraire qui se dégage de l'analyse.

La conclusion que nous défendons pour le Lis, nous devons l'étendre à l'*Osmunda* et à l'*Allium* (¹). Elle est admise aussi pour diverses plantes par Overton (05 et 07) et Cardiff (06), du moins comme plus probable, et par Rosenberg pour le *Crepis* (les figures de l'auteur sont très démonstratives). Dans les animaux, nous avons constaté les mêmes phénomènes chez l'*Ophryotrocha*, le *Thysanozoon* et le *Zoogonus*. Maréchal (04, 07) a parfois observé que la conjugaison ne va même pas jusqu'à la formation de vraies anses pachytènes et que les deux filaments demeurent tout le temps très nettement distincts. Schleip (05), dans le *Planaria gonocephala*, observe des anses pachytènes nettement doubles tout le temps, et nous-même avons pu récemment, sur les préparations d'un de nos élèves, P. Lefebvre, constater la même chose dans *Dendrocœlum* et *Planaria*.

Que penser alors des cas où on décrit des anses pachytènes absolument indivises?

Nous nous croyons autorisé, par ce que nous venons de dire, à admettre que tous les objets où se réalise la parasyndèse se comportent ici d'une façon essentiellement identique. Seulement, que l'on nous comprenne bien : nous sommes loin de nier que, dans certains cas et peut-être dans bon nombre de cas, le rapprochement des gamomites puisse devenir tellement étroit qu'il soit impossible de les discerner encore à un moment donné. Nous savons d'expérience personnelle qu'il y a, à ce point de vue, des différences entre les objets. Mais ce que nous croyons pouvoir dire, c'est que, puisque dans certains objets clairs le spirème épais garde distincts les deux filaments syndétisés, il doit en être réellement de même dans toutes les espèces où les

(¹) Yamanouchi (10) vient de confirmer notre conclusion dans l'*Osmunda cinnamomea*. Nous avons pu nous-même la vérifier à nouveau dans le sac embryonnaire de *Lilium croceum* sur les préparations de notre élève, E. Orman.

phénomènes antérieurs et postérieurs au stade pachytène sont identiques à ce qu'ils sont dans les objets plus clairs. On ne pourrait récuser la légitimité de cette analogie que si, dans certains des objets à spirème épais apparemment indivis, il était *démontré* que cette indivision est bien réelle. Or, pour établir pareille démonstration, ce n'est pas assez de - ne pas constater - la dualité persistante des anses pachytènes, car on comprend très bien qu'un rapprochement étroit puisse aller jusqu'à rendre invisible la distinction des filaments associés sans que cependant il l'oblitère réellement, de même que, dans un tassement polaire, les chromosomes-filles paraissent fusionnés en un amas homogène tout en demeurant cependant certainement distincts les uns des autres. Pour nous interdire de juger les cas les uns par les autres, il faudrait montrer des images de spirème épais telles, qu'elles ne pourraient s'expliquer suffisamment par le fait d'un rapprochement étroit des gamomites. Voyons s'il existe de semblables cas.

Dans les végétaux, par lesquels nous commençons, trois aspects pourraient faire conclure à l'unicité des anses pachytènes : les rubans homogènes, sans distinction entre linine et chromatine, FIG. **18**; les alignements de chromomères indivis sur un ruban achromatique, FIG. **138** et **139**; les doubles rangées de chromomères se faisant vis-à-vis, FIG. **139** et **140**. — En ce qui concerne les premiers aspects, rappelons ce que nous en avons dit plus haut, à propos du *Lilium*, c'est-à-dire qu'en décolorant plus à fond de semblables images, on y découvre une dualité nette, FIG. **141**. Ajoutons que, dans d'autres objets, même sans le secours d'une décoloration plus profonde, la dualité des anses apparemment homogènes se dévoile soit par la présence de deux lignes plus chromatiques sur les bords du ruban, soit par le fait qu'en certains points, ces rubans se bifurquent, sur une longueur plus ou moins notable, en deux filaments largement écartés (ce qui se présente d'une façon semblable à notre FIG. **137**, appartenant à un stade un peu ultérieur). — En ce qui concerne les rangées uniques ou doubles de chromomères, il faut remarquer que les aspects en sont bien irréguliers, dans les figures des auteurs qui ont dessiné ces images à des grossissements suffisants, FIG. **139**, **140** et surtout **144**. Il est clair que ces chromomères, même tels qu'ils sont dessinés, peuvent s'expliquer par un entrelacement de deux filaments. Mais de plus, ces figures, ainsi que celles de MOTTIER, de ROSENBERG, de LUNDEGARDH, montrent ou laissent deviner, dans les chromomères, les caractères de forme et de contours que nous avons signalés plus haut et qui trahissent une dualité persistante des anses et nous sommes con-

vaincu qu'une étude encore plus fine de ces images révèlerait mieux ces caractères de dualité.

Mottier (07) relève d'ailleurs expressément (» The writer wishes to emphasize «) que les chromomères des rangées doubles ne sont ni de la même taille ni exactement correspondants l'un à l'autre.

Aussi pensons-nous, pour les végétaux, que non seulement il n'y a pas de cas où serait démontré un rapprochement allant jusqu'à la fusion des gamomites, mais que même il serait possible de déceler partout, dans le spirème épais, des traces de dualité persistante. Lundegardh a d'ailleurs constaté lui-même dans le *Trollius*, des cas où les deux gamomites demeurent réellement indépendants.

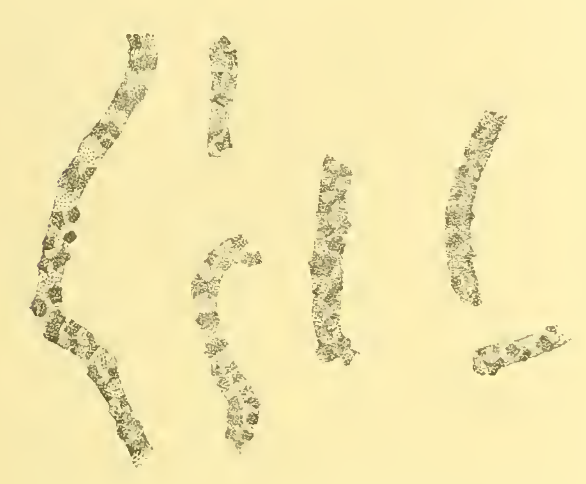


Fig. 144. Aspects de rangées doubles de chromomères (Allen, 05).

Dans les animaux, ce sont encore les aspects de spirème moniliforme et de chromomères en double rangée qui constituent le principal argument pour l'indivision réelle du spirème pachytène. Nous avons déjà dit que nous n'avons garde de nier la possibilité de rapprochements très étroits, mais nous devons ajouter que nous ne sommes nullement convaincu qu'il y ait toujours, sur toute l'étendue des anses, impossibilité de distinguer les deux gamomites.

Janssens et Willems (08) insistent sur » l'unité très remarquable « des anses pachytènes, en concédant toutefois que l'on trouve de ci de là » indications d'un clivage longitudinal «. Or, dans la figure à laquelle les auteurs renvoient, ce sont de nombreuses anses qui, à notre avis, révèlent nettement une dualité réelle.

En ce qui concerne les figures de Vejdovsky (07) et de Winiwarter et Sainmont (09), montrant un aspect moniliforme des anses pachytènes, nous devons dire qu'elles ne nous convainquent pas de la fusion admise par les auteurs. Nous connaissons ces aspects dans les animaux : or, en les analysant avec des grossissements considérables et sous un éclairage parfait, on constate deux choses : d'abord, dans les extrémités des anses, naturelles ou dues au rasoir, ainsi que dans les portions où elles se courbent, — c'est-à-dire dans les endroits où les gamomites, s'ils demeurent réellement dis-

tincts, doivent être plus exposés à se disjoindre, — on observe souvent une dualité claire. Ensuite, l'aspect apparemment moniliforme se résout souvent en une véritable dualité d'entrelacement; nous l'avons nettement constaté dans les spermatocytes de l'*Anguis* (1) et même dans ceux du chat et cela sur des anses pachytènes encore contractées. Les aspects dont nous parlons se retrouvent d'ailleurs chez plusieurs auteurs, par exemple dans la FIG. 19, empruntée aux SCHREINER.

Aussi, tout en admettant que certains objets puissent se trouver où toute trace de dualité soit indécelable, nous pensons qu'une étude plus fouillée en diminuerait le nombre. En tous cas, nous répétons que l'analogie entre les objets à dualité zygoténique nettement persistante et ceux où elle paraît s'oblitérer permet d'appliquer à tous la même interprétation et nous admettons que *les gamomites ne sont qu'étroitement rapprochés dans les anses pachytènes pour reparaître ensuite nettement, lors du « dédoublement longitudinal », et qu'ils n'y ont subi aucune fusion. La parasyndèse ou zygoténie est donc pseudomeiotique.*

Cette conclusion, rapprochée de celles que nous avons formulées dans les chapitres précédents, nous conduit à admettre que, dans les objets dont nous parlons, les chromosomes diacinétiques sont des *gemini* et que la première métacinèse est *euméiotique* (préréduction).

A la question que nous venons de traiter se rattache une conception théorique. Plusieurs zygoténistes (STRASBURGER, 05, SCHREINER, 06, et d'autres) pensent qu'au moment où les deux gamomites sont intimement associés dans l'anse pachytène, il se fait entre les chromomères correspondants (entre les gamochromomères, pourrait-on dire) des échanges synmixiques de particules idioplastiques ou pangènes. Cette conception, disons-nous, est théorique : car, même si on admet la réalité de chromomères autonomes (ce qui, à notre avis, doit être rejeté), il faut reconnaître que l'accomplissement d'un échange de pangènes entre les gamochromomères serait hors d'atteinte pour nos instruments. Aussi pourrions-nous négliger ici l'examen de ce point et le réserver pour un mémoire ultérieur où nous envisagerons les théories qui se sont greffées sur l'étude des cinèses de maturation. Nous ne voulons ici faire qu'une seule remarque, c'est que devant le fait de la distinction persistante des deux gamomites au sein de l'anse pachytène, il est assez malaisé de se représenter les échanges dont nous parlons. On ne

(1) Sur des préparations de notre élève, V. DELVIGNE.

pourrait les comprendre, semble-t-il, que si les deux gamochromomères se mélangeaient réellement l'un à l'autre sur un support unique. Au contraire, étant donnée la distinction réelle des gamomites et des chromomères, il faudrait, pour réaliser les échanges synmixiques, que le pangène qui, dans un chromomère, est destiné à la synmixie, se transporte vers le bord du chromomère lui-même, pour passer de là dans le chromomère d'en face, pendant que, dans ce dernier, un pangène homologue ferait un chemin inverse. Or, cela paraît assez difficile à se représenter.

Ce que nous disons n'exclut pas, d'ailleurs, la possibilité d'une interaction réciproque d'un gamomite à l'autre, au moment de leur intime rapprochement, bien qu'à vrai dire, nous n'avons aucune idée de ce que pourraient être ces influences mutuelles. Mais ce que nous croyons devoir nier, c'est que cette interaction puisse consister dans un échange de pangènes.

Ce que nous avons dit de la dualité persistante des anses pachytènes soulève aussi une question de *nomenclature* : que faut-il appeler anses pachytènes, que faut-il appeler dédoublement longitudinal, ces deux stades ne paraissent-ils pas se confondre? — Il est bien vrai que, en réalité, il n'y a pas, entre ces stades, de démarcation tranchée. Néanmoins, il est aisé de les caractériser et de les differencier d'une façon qui puisse suffire aux usages de la description. Nous appelons pachytènes les anses dans lesquelles la *syndèse est parvenue à son point culminant*, en amenant les gamomites à *un rapprochement si étroit* que les anses doubles *paraissent indivises*. Nous appelons « dédoublement longitudinal » le phénomène qui consiste en ce que les gamomites, *en se relâchant de leur contact étroit* et en s'écartant l'un de l'autre, redeviennent *nettement* distincts.

Chapitre V.

GÉNÉRALISATION DE L'INTERPRÉTATION ZYGOTÉNIQUE.

Nous avons conclu notre premier chapitre en disant que, à notre avis, le schéma hétérohoméotypique représente le *type général et unique* pour la seconde période; nous avons conclu notre second chapitre en disant que l'hypothèse d'un repliement métasyndétique donnant origine aux deux branches chromosomiques n'est démontrée pour aucun cas et que même l'examen attentif des descriptions permet d'admettre que ces deux branches proviennent, *dans tous les objets*, du « dédoublement longitudinal » des anses pachytènes. Pouvons-nous maintenant formuler une conclusion du

même genre à propos de la pseudo réduction zygoténique? Pour le savoir, examinons les différents obstacles qui semblent s'opposer à la généralisation de notre interprétation.

Un premier obstacle réside en ce que plusieurs auteurs nient, dans leurs objets, la présence d'un stade de dualités précédant le stade pachytène. — Nous pensons qu'il n'est démontré pour aucun objet qu'il n'y ait pas place, dans la sériation, pour des dualités préspirématiques.

En effet, il faut remarquer, en premier lieu, que bon nombre de descriptions, même toutes récentes, n'étudient pas avec assez de détails les stades préliminaires aux noyaux pachytènes. Nous avons déjà relevé cette lacune dans les observations de FARMER et MOORE et de MOTTIER. La même chose s'applique aux descriptions de SCHAFFNER et de GATES. L'examen des préparations de R. DE SINÉTY sur divers Orthoptères nous a montré que cela est aussi le cas pour les descriptions de MAC CLUNG, de ses élèves, de MONTGOMERY, de DAVIS, de FARMER MOORE, de WASSILIEFF, pour ce groupe d'animaux.

Nos observations sur le *Pyrrochoris*, bien qu'incomplètes, nous ont montré des noyaux leptotènes à orientation nette, des noyaux pachytènes synaptiques et des noyaux pachytènes distendus, dont les anses manifestent le début du dédoublement longitudinal. Les observations de GROSS sur cet animal ne mentionnent pas ces stades : elles sont donc aussi incomplètes touchant le point qui nous occupe.



FIG. 145. Stade préspirématique dans le *Syrbula* (MONTGOMERY, 06).

Il faut remarquer, en second lieu, que, pour beaucoup d'objets, en face de l'interprétation qui nie la zygoténie, se place l'interprétation qui l'admet. C'est le cas pour les végétaux : *Lilium*, *Allium*, *Osmunda*, *Helleborus;* c'est le cas pour les Batraciens, les Mammifères, les Reptiles, les Orthoptères [1], les Planaires, les Vers. Et il faut noter que, pour plusieurs de ces objets, les descriptions zygoténistes sont les plus récentes.

Le fait que certains auteurs n'auraient pas vu dans quelques objets les stades des dualismes préspirématiques ne nous suffit donc pas pour conclure que réellement ces aspects ne s'y trouvent pas. Et cela est d'autant plus vrai que les figures de certains

[1] Nous nous sommes convaincu nous-même de la réalité de la zygoténie dans ce groupe par l'examen des belles préparations de DE SINÉTY. Depuis, les mémoires récents de GÉRARD et de MORSE ont abouti à la même conclusion.

auteurs, adversaires de la zygoténie, montrent néanmoins des indices de ce phénomène, telles les figures de Popoff pour la *Paludina* (déjà citées à ce point de vue par Schreiner), et les figures de Foot et Strobell (07 et 09) pour l'*Anasa* et l'*Euchistus*. La fig. **145** de Montgomery (06) pour le *Syrbula* contient même plus que des indices : elle montre, à n'en pas douter, de très claires dualités préspirématiques.

Un second obstacle à la généralisation de la zygoténie réside dans la constatation, qu'auraient faite quelques auteurs, de la présence du nombre *haploïdique, dès les cinèses goniales*, dans des objets où, cependant, les phénomènes de l'étape synaptique se retrouvent normalement à la prophase de la première cinèse de maturation. C'est ce que décrivent Haecker et Matschek, son élève, pour certains Copépodes. Dans ces animaux, d'après Matschek, la cellule apicale et les cinèses goniales montreraient le nombre réduit de chromosomes. — Cette objection est importante, car, si elle était justifiée, non seulement elle ferait obstacle à l'application de la zygoténie dans les Copépodes, mais même elle s'opposerait à attribuer toute signification quelconque à l'étape synaptique au point de vue de la réduction, même dans tout autre objet

Il est difficile, avant d'avoir vu les figures du mémoire in extenso que publiera Matschek, de se faire une opinion sur les numérations de chromosomes exécutées par l'auteur. Seulement, nous savons, par une controverse récente à laquelle nous avons été mêlé, combien de difficultés peut parfois présenter le dénombrement exact des éléments chromatiques. D'autre part, chez le *Cyclops strenuus*, Lerat (05), sans être parvenu à fixer exactement, dans les cinèses goniales, le nombre des chromosomes, constate néanmoins qu'il est certainement supérieur au nombre haploïdique. Ajoutons que les chromosomes somatiques y présentent la forme normale et que rien ne trahit en eux une bivalence. Nous sommes convaincu que, dans les autres Copépodes, il en est de même et que ces animaux ne font pas exception à la règle générale en ce qui concerne le moment d'apparition du nombre haploïdique.

Une troisième objection à la généralisation du type zygoténique est la contre-partie de la seconde : elle réside dans des observations d'après lesquelles le noyau cytaire contiendrait encore, après le stade pachytène, un *nombre diploïdique d'anses chromatiques*. Ce sont les descriptions de Korschelt, de Goldschmidt, de Gross, de Wilke. Nous avons déjà dit

qu'il faut corriger les données de KORSCHELT et de GOLDSCHMIDT et nous savons que l'*Ophryotrocha* et le *Zoogonus* rentrent dans le type zygoténique; nous avons vu aussi que les observations de WILKE ne sont pas démonstratives. En ce qui concerne la description de GROSS pour le *Pyrrochoris*, nous dirons qu'au stade où l'auteur dessine des tronçons chromatiques qu'il estime séparés les uns des autres et présents en nombre normal, fig. 21 à 28 de GROSS, nous constatons au contraire des « chromosomes » à deux branches, encore longues et assez écartées l'une de l'autre, ainsi que cela est dessiné pour l'*Anasa*, par PAULMIER, figure 22. Nous sommes convaincu que c'est là l'interprétation qu'il faut donner des figures de GROSS.

Il n'y a donc, à notre avis, aucun cas démontré où les chromosomes seraient, après le stade pachytène, en nombre diploïdique.

En résumé, nous ne trouvons aucun objet qui soit réfractaire à l'application de la zygoténie. Au contraire, les descriptions opposées sont, pour le moins, incomplètes; plusieurs contiennent des indices très nets de zygoténie, plusieurs enfin sont contredites par des observations d'autres auteurs, soit en ce qui concerne les données numériques, soit en ce qui touche la parasyndèse elle-même.

Nous pensons que des recherches nouvelles ne feront qu'augmenter le nombre des descriptions zygoténiques et feront rentrer tous les objets sous un même type. Cela ne veut pas dire cependant que tous les objets montreront d'une façon également claire les phénomènes de la parasyndèse et de la réduction en général. Il demeurera toujours certains objets qui se prêteront peu à l'étude de ces difficiles questions et qu'il faudra se résigner à interpréter à la lumière d'objets plus clairs.

CHAPITRE VI.

SPÉCIFICITÉ DES CINÈSES DE MATURATION. — NOMENCLATURE.

HAECKER (07) et BONNEVIE (07, 08) font grand état de ce que, d'après eux, les traits considérés comme caractéristiques de l'hétérotypie n'appartiennent pas en propre aux cinèses de maturation, mais se retrouvent aussi dans des cinèses somatiques.

HAECKER prétend que l'hétérotypie, telle qu'on la rencontre chez les Batraciens, par exemple, n'est pour ainsi dire qu'un cas limite où se trouvent réunis des caractères que l'on peut trouver isolés dans des cinèses so-

matiques; ces caractères sont : le spirème lâche, les figures strepsinématiques à entrelacements, la forme trapue des chromosomes, leur disposition en anneau, la figure achromatique en tonneau, la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles et même le nombre haploïdique. Aussi, d'après HAECKER, les formes hétérotypiques des chromosomes ne peuvent-elles, par elles-mêmes, justifier une interprétation de la réduction. C'est d'ailleurs, ajoute l'auteur, l'étude de la genèse des chromosomes et de leur évolution bien plus que celle de leurs formes définitives qui sert de fondement aux théories sur la réduction. Les divers caractères hétérotypiques se rencontrant isolés les uns des autres, d'après HAECKER, dans les cinèses du Keimbahn et dans des cinèses embryonnaires, l'auteur en conclut que l'apparition du « mode hétérotypique » est l'expression d'un état peu ou point différencié de la cellule.

BONNEVIE, de son côté, pense constater que, dans chacune des premières cinèses de segmentation, chez le *Nereis* et d'autres animaux, on retrouve les particularités considérées comme caractéristiques de la première cinèse de maturation : une division longitudinale précoce des chromosomes avec un large écartement de leurs parties; les figures métaphasiques bien connues en anneau et en croix, enfin une division longitudinale plus ou moins nette des chromosomes-filles. Ces « caractères hétérotypiques » apparaissent, pour la première fois et dans leur plein développement, lors de la première cinèse maturative et s'atténuent graduellement au cours des cinèses suivantes. BONNEVIE en conclut que les caractères hétérotypiques ne peuvent servir à démontrer l'existence d'une cinèse réductrice; seulement, contrairement à HAECKER, elle pense que ces caractères sont une concomitante ou mieux une résultante des phénomènes de conjugaison qui se réalisent à la prophase de la première cinèse maturative. La conjugaison entraîne ou suppose, d'après l'auteur, une modification dans les propriétés physiques et dans les allures des chromosomes, modifications qui, se maintenant pendant quelque temps, seraient la cause de l'apparition des figures hétérotypiques dans la maturation et les premières cinèses de segmentation. Ces propriétés nouvelles des chromosomes sont « eine mehr oder weniger flüssige Konsistenz der Chromosomen, ihre Tendenz zur verfrühten Teilung, und die rythmisch wiederkehrende Spreizung der Chromosomenteile ».

Pour juger de la valeur de ces comparaisons et de ces considérations, il faut envisager deux points : d'abord, l'intervention des diverses images

hétérotypiques, *considérées isolément*, dans la *démonstration* de la réalité d'une métacinèse réductrice; ensuite, la possibilité de fixer nettement par ces aspects la *physionomie* de la première cinèse de maturation.

I. Touchant le premier point, il faut remarquer d'abord que nous n'avons jamais songé, pour notre part, que l'existence d'une métacinèse réductrice pùt se démontrer uniquement par l'examen des formes chromosomiques prises isolément et sans le secours d'une étude détaillée de toute l'évolution des chromosomes depuis le premier début de leur formation.

En outre, jamais personne n'a considéré comme *essentiellement et exclusivement liés* à la nature réductrice de la première cinèse tous les caractères chromosomiques que HAECKER et BONNEVIE donnent comme hétérotypiques. Une seule de ces particularités, du moins dans nos travaux, est entrée en ligne de compte à ce sujet : ce sont les grands écartements que montrent, dès leur apparition, les filaments issus du dédoublement longitudinal. Or, nous avons montré plus haut que cette disposition, malgré les objections de HAECKER et BONNEVIE, constitue réellement une caractéristique de la première prophase maturative et que, pour l'expliquer, il faut admettre que le dédoublement longitudinal n'est pas un véritable clivage longitudinal.

Parmi les autres dispositions citées par HAECKER et BONNEVIE, une seule serait importante au point de vue de la démonstration d'une métacinèse réductrice : ce serait la présence d'une division longitudinale anaphasique. Or, s'il est vrai que ce caractère ne pourrait, à lui seul, démontrer l'existence d'une première cinèse réductrice, il ne faut pas nier cependant qu'il ne s'explique mieux dans cette hypothèse.

En effet, la division longitudinale que l'on décrit dans les chromosomes anaphasiques de certaines cinèses somatiques est fort différente de la division longitudinale des chromosomes-filles hétérotypique : cette dernière est souvent très précoce, apparaissant dès la prophase I et, de plus, elle est certainement destinée à la seconde cinèse. BONNEVIE cite, il est vrai, une fente longitudinale dans les constituants de la tétrade de l'*Ascaris* et dans les moitiés longitudinales des chromosomes intercinétiques de l'*Amphiuma*, mais il s'agit là d'un phénomène sans signification ultérieure; car, il est bien sûr que cette division longitudinale, si elle est réelle et si elle n'est pas un simple phénomène d'alvéolisation, n'est pas une préparation à la division des pronucléi (le seul sens qu'elle pourrait avoir).

Il y a plus : non seulement la division longitudinale de l'anaphase hétérotypique est destinée à devenir efficace à la métaphase II, mais même, assez souvent, cette métaphase suit immédiatement l'anaphase hétérotypique.

Ces deux traits montrent qu'il y a, entre les deux cinèses maturatives, une « compénétration » qu'on ne rencontre nulle part ailleurs et que l'on comprend *mieux* si on admet que la première « cinèse » n'est qu'un *processus réducteur* intercalé dans une cinèse somatique (la seconde cinèse) (1).

II. En ce qui concerne maintenant la possibilité de définir les cinèses de maturation par certains aspects, il faut, avant tout, rappeler ce qui constitue, dans notre interprétation, la portée *essentielle* des deux cinèses maturatives.

La première cinèse est caractérisée par le fait que les *n* chromosomes spécifiques se groupent, à la prophase, par zygoténie, deux à deux, en des gemini qui, à la métaphase, se dissocient en leurs éléments monovalents. Ceux ci, d'autre part, ont suivi depuis la prophase I une évolution normale; ils se sont même clivés longitudinalement, soit pendant l'anaphase I, soit même dès un stade plus précoce. Les chromosomes dissociés par la première cinèse sont ainsi tout prêts à subir leur division normale : c'est ce qu'ils font durant une seconde cinèse, qui assez souvent suit rapidement la première, sans que s'intercale un stade de repos ou de reconstitution nucléaire complète.

Ce qui définit fondamentalement la première cinèse, c'est donc qu'elle comporte une *métacinèse euméiotique* préparée par une *prophase pseudoméiotique*, la seconde cinèse étant définie par le fait d'achever, dans les *n/2 chromosomes* qu'elle a reçus, une division longitudinale apparue dès la première cinèse.

C'est tout cela qui fait, des deux cinèses de maturation, une « *paire de cinèses* » occupant une place à part dans l'ontogénèse. Maintenant, il va sans dire que l'accomplissement de ces phénomènes essentiels suppose ou entraîne la réalisation de certains aspects spéciaux auxquels on reconnaîtra les cinèses de maturation. Seulement, parmi ces aspects, les uns seront tels qu'ils appartiendront, d'une façon exclusive ou du moins d'une façon plus spéciale, aux cinèses de maturation, d'autres, plus secondaires, pouvant

(1) Nous reviendrons, plus loin, sur la question des relations entre les deux cinèses maturatives.

peut être se trouver réalisés ailleurs par suite de certaines conditions accessoires analogues à celles qui se rencontrent dans les cinèses maturatives.

Parmi les premiers se trouvent :

1. Le stade zygotène, si notre interprétation est vraie. Ce stade appartient évidemment en propriété exclusive à la première cinèse de maturation.

2. Les aspects du « *dédoublement longitudinal* », marqué par les grands écartements existant, *dès le début*, entre les filaments qui en sont issus. Nous avons insisté plus haut sur ce point.

3. Même indépendamment du stade zygotène et des écartements spéciaux du « dédoublement longitudinal », on trouve un caractère propre de la première cinèse simplement dans la succession des stades de la prophase synaptique : noyaux leptotènes, noyaux pachytènes, noyaux strepsitènes. — Aucune cinèse somatique ne montre de noyaux leptotènes et pachytènes. Pour se rendre mieux compte de cette différence entre la prophase somatique et la prophase maturative, il faut songer aux objets dans lesquels les chromosomes somatiques sont petits et trapus. Dans ce cas, la prophase somatique comporte simplement une transformation directe du réseau nucléaire en bâtonnets qui n'ont qu'à se raccourcir pour devenir les chromosomes (Martins Mano, 04). On n'y trouve jamais un stade à longs filaments minces ni un stade à longues anses épaisses plus ou moins orientées dans la cavité nucléaire. — Le stade strepsitène lui-même, c'est-à-dire le stade montrant de *longues* anses faites de deux filaments entrelacés ne se retrouve dans aucune cinèse somatique. S'il est vrai qu'on peut rencontrer, dans ces dernières, des chromosomes dont les deux moitiés longitudinales sont assez écartées et entrelacées, cela ne se produit souvent que plus tard, lorsque les chromosomes sont achevés, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer plus haut.

On peut donc dire que la longue prophase synaptique caractérise la première cinèse de maturation [1].

4. La division longitudinale des « chromosomes-filles » telle qu'elle se présente dans la première cinèse en est aussi une caractéristique, du moins fréquente, par la précocité avec laquelle elle se produit souvent et par la netteté qu'elle présente.

5. Le fait que la seconde cinèse suit souvent immédiatement la première et achève sans tarder la division longitudinale des chromosomes-

[1] Nous avons déjà dit plus haut que le « ramassement » synaptique ou synizésique « signale » souvent la prophase maturative.

filles I est un caractère qui ne se retrouve pas ailleurs. Nous savons bien que, dans de nombreux cas, l'intercinèse comporte une reconstitution nucléaire pouvant aller jusqu'à un repos plus ou moins accentué. Seulement, il faut expliquer ici les objets l'un par l'autre. Il semble clair que le type le plus parfait, si on peut dire, est celui où l'intercinèse comporte un passage immédiat de l'anaphase I à la métaphase II. Les autres cas sont pour ainsi dire des cas dérivés et, pris dans l'ensemble des objets, ce caractère de l'absence de repos intercinétique est une note spéciale des cinèses de maturation.

6. Enfin, l'*apparition* du nombre haploïdique de « chromosomes » est aussi une caractéristique de cette *paire* de cinèses.

Ces caractères sont tels que, jamais, nous semble-t-il, un biologiste rompu à l'étude de ces questions ne prendra une première cinèse de maturation pour une cinèse somatique.

Il faut d'ailleurs ajouter que, ce qui définit les cinèses de maturation, c'est *l'ensemble* des caractères que nous venons de rappeler.

Outre ces caractères, il en est d'autres auxquels on *reconnaît* souvent les cinèses de maturation, mais qui peuvent se trouver réalisés à un degré moindre ailleurs. Les uns se retrouveront dans des cinèses qui possèdent en commun avec les divisions maturatives certains caractères physico-chimiques des chromosomes que Bonnevie (08) a bien étudiés. Telles les formes en anneau résultant fort probablement, ainsi que le pense Bonnevie, d'une consistance moindre des chromosomes et qui, par conséquent, pourront se retrouver dans les premières cinèses de segmentation pendant lesquelles les chromosomes ont conservé les mêmes propriétés physiques qu'ils possédaient durant la maturation. Telles encore les formes métaphasiques fréquentes, comportant des renflements du chromosome en trois points, un à l'équateur et un à chacune des deux extrémités polaires : cette forme est due, elle aussi, à la consistance spéciale des chromosomes qui entraîne un renflement dans les points où les chromosomes-filles, en ascension vers les pôles, sont attachés soit l'un à l'autre, soit aux fibres fusoriales. Cet aspect, encore une fois, pourra se retrouver dans des cinèses ultérieures aux cinèses de maturation. — Quant à la forme de la figure achromatique (ébauche à plusieurs pôles, figure définitive en tonneau), elle n'a évidemment aucune relation avec les phénomènes réducteurs et dépend uniquement, à notre avis, des conditions spéciales du cytoplasme dans les tétradocytes; aussi pourront-elles se retrouver dans des cellules où les

mêmes conditions se représentent, telles que sont les cellules du début de l'embryogénèse.

Il reste à examiner une question de *nomenclature*.

Pour désigner l'ensemble des deux cinèses que nous étudions dans ce mémoire, nous avons toujours employé l'expression » cinèses de maturation «. Cette dénomination, opposée à celle de » cinèses somatiques «, est courante et ne prête à aucune ambiguïté. Les noms correspondants de » divisions allotypiques « et » divisions typiques » proposés par Strasburger (05) sont aussi très utiles. Toutefois, si l'on voulait désigner par une caractéristique vraiment distinctive l'ensemble des deux cinèses, nous trouverions très appropriée l'expression que nous proposions en 1905 : *cinèses tétradogénétiques*, en signifiant par là les cinèses qui produisent, dans les deux règnes, les *tétrades de cellules reproductrices*. Cette expression a l'avantage de désigner ce qui fait ici la communauté entre animaux et végétaux, bien qu'il s'agisse, dans les premiers, de tétrades de *gamètes*, et, dans les seconds, de tétrades de *spores*. C'est dans ce même but que nous avons proposé en 1905 les expressions *tétradocytes* et *dyadocytes* pour désigner les cytes I et les cytes II. En ce qui touche maintenant chacune des deux cinèses en particulier, on pourrait fixer une désignation tout à fait précise en modifiant un peu le sens de certaines expressions de Farmer-Moore. Nous dirions avec eux que la première cinèse est la *cinèse méiotique* et nous appellerions la seconde la *cinèse postméiotique*. Les auteurs anglais réservent ce second nom pour les cinèses qui, dans les plantes à génération alternante, suivent la production des spores, c'est-à-dire les cinèses du gamétophyte, mais nous préfèrerions appliquer à ces divisions le nom de *cinèses gamétophytiques* ou celui de *cinèses haploïdiques*, ce qui n'entrainerait aucune confusion avec les cinèses maturatives, pourvu qu'on donne à celles-ci les noms de méiotique et de postméiotique. Le nom de postméiotique, réservé à la seconde cinèse de maturation, aurait l'avantage d'indiquer l'interdépendance entre la première et la seconde cinèse.

D'autre part, on peut tout aussi bien continuer à appliquer ici les noms de Flemming, en donnant aux deux mots : hétérotypie et homéotypie un complément de signification réclamé par le progrès de nos connaissances depuis le temps où Flemming les a créés. La première cinèse est, en effet, vraiment distincte de toute autre cinèse et mérite le nom de *hétérocinèse ;* la seconde, au contraire, répondant essentiellement aux caractères d'une

cinèse somatique, mais s'en différenciant par ses relations avec la cinèse hétérotypique, mérite le nom de « cinèse semblable », *homéocinèse*.

Chapitre VII.

EXAMEN DE QUELQUES OBJECTIONS GÉNÉRALES.

Nous voudrions, dans ce chapitre, examiner certaines objections de *nature générale* que l'on pourrait opposer à notre interprétation ou à certaines de ses parties et dont plusieurs aboutiraient même à poser pour ainsi dire la « *question préalable* ».

I. *La non-persistance des chromosomes ovocytaires.*

Si, comme l'ont pensé ou le pensent encore certains auteurs, les chromosomes perdent leur autonomie durant l'accroissement de l'ovocyte, il est clair que les phénomènes de l'étape synaptique ne peuvent jouer, du moins dans l'ovogénèse, aucun rôle de réduction et qu'ils doivent s'expliquer, ainsi que le veut Hertwig, comme une caryocinèse avortée.

Seulement, il est certain pour nous que les chromosomes doubles persistent durant l'accroissement de l'œuf et deviennent les chromosomes diacinétiques à deux branches [1]. D'abord, l'identité absolue entre les phénomènes synaptiques de l'ovogénèse et ceux de la spermatogénèse, jointe au fait que, dans la spermatogénèse, ces phénomènes préparent *certainement* les chromosomes diacinétiques, suffit à montrer qu'ils doivent posséder une signification identique dans l'ovogénèse. Ensuite, le nombre augmente sans cesse des cas où on observe la persistance nette des chromosomes diplotènes ou strepsitènes dans le réseau de la vésicule germinative et où on les voit devenir, après le grand accroissement, les chromosomes diacinétiques. Tels sont, entre autres, le *Sagitta* (Stevens, 04), les Batraciens (Janssens, 04, Levi, 05), de nombreux poissons (Maréchal, 04, 05, 07, Cerruti, 06), l'*Amphioxus* (Maréchal), les Tuniciers (Maréchal), le *Cyclops strenuus* (Lerat, 05), le *Pedicellina* (Dublin, 05), les Reptiles (Loyez, 06, Trinci, 09), le *Zoogonus* (Goldschmidt, 05, Schreiner, 08, Grégoire, 09), les Coelentérés (Trinci, 06), l'*Ophryotrocha* (Schreiner, 06), divers Annélides (Vejdovsky, 07), l'*Enteroxenos* (Schreiner, 07), les Planaires (Schleip, 06),

[1] Nous renvoyons pour l'exposé détaillé de ce point à nos travaux de 1907 et 1908 et au memoire, si parfaitement documenté, de notre élève J. Maréchal (07).

le *Thysanozoon* (DETON, 08) ([1]). Cela étant, il est clair, d'après nous, que, même dans les cas où les chromosomes de l'étape synaptique paraissent devenir indistincts dans la vésicule germinative et même se désagréger, il est clair, disons-nous, qu'ils persistent réellement : car il nous parait évident que l'ovogénèse a, dans tous les objets, une portée identique.

Et cette argumentation est renforcée par deux considérations. D'abord, il faut noter que, dans tous les objets bien étudiés, le noyau ovocytaire possède, avant son grand accroissement, des chromosomes strepsitènes ou, plus rarement, des chromosomes en dédoublement; que, d'autre part, à la fin du grand accroissement, le noyau montre, *immédiatement*, des chromosomes tout constitués de leurs deux branches. Ceux-ci n'ont pas pu se former d'emblée et il est clair qu'ils ne sont autres que les chromosomes doubles d'avant l'accroissement. Cela est tellement vrai que les auteurs qui, comme POPOFF (07) et SONNENBRODT (08), admettent la désagrégation des chromosomes de l'étape synaptique pendant l'accroissement, ne peuvent donner aucun renseignement sur la formation des chromosomes diacinétiques après l'accroissement. — En second lieu, il faut remarquer que, entre les cas où les chromosomes strepsitènes demeurent très reconnaissables dans la vésicule germinative et ceux où ils paraissent se décomposer, il existe toute une série de formes transitionnelles. Cela montre bien que les différences entre les diverses ovogénèses à ce point de vue n'affectent pas le fait même de la persistance des chromosomes, mais ne concernent que le degré des transformations subies par les chromosomes doubles durant le grand accroissement.

Évidemment, en soutenant la persistance des chromosomes, nous ne voulons pas dire qu'ils demeurent inchangés dans leur forme ou leur structure, ni qu'ils conservent leur chromaticité. Ce que nous voulons dire, c'est que les chromosomes à deux branches d'avant l'accroissement sont devenus une portion structurale de la vésicule germinative, portion qui, après l'accroissement et les modifications qu'il comporte, redeviendra un chromosome à deux branches (voir GRÉGOIRE, 07_2).

La difficulté qu'éprouvent certains auteurs à admettre la persistance des chromosomes provient ou bien de ce qu'ils n'ont pas observé assez nettement, avant le grand accroissement, les anses strepsitènes, ou bien de ce qu'ils n'ont pas recherché, dans la vésicule germinative, les indices de fila-

([1]) Nous citerons de nouveaux cas de ce genre, dans l'appendice.

ments entrelacés deux par deux ([1]), ou bien de ce qu'ils ont trop insisté, dans la notion de chromosome, sur le caractère de chromaticité.

II. *Parthénogénèse et préréduction.*

D'après les recherches récentes, l'ovogénèse des œufs obligatoirement parthénogénétiques montre souvent deux caractères associés : l'absence de réduction dans le nombre de leurs chromosomes et, d'autre part, l'accomplissement d'une seule cinèse de maturation (KUEHN, 08, SCHLEIP, 09). On pourrait donc penser que les deux phénomènes sont causalement liés l'un à l'autre et que, si ces œufs conservent leur nombre diploïdique, c'est précisément *parce qu'ils ne subissent que la première cinèse de maturation.* Or cela impliquerait, contrairement à nos conclusions, que, dans les cas normaux, c'est la seconde cinèse qui est réductrice. — Mais ce raisonnement serait inefficace, car il y a des œufs parthénogénétiques qui, tout en conservant leur nombre diploïdique, subissent néanmoins deux cinèses polaires (DONCASTER, 07, SCHLEIP, 09_2).

III. *Parthénogénèse, apogamie et zygoténie.*

On a aussi objecté (GOLDSCHMIDT, 08) à l'interprétation zygoténique les données établies par des travaux récents concernant la *prophase* dans les œufs parthénogénétiques. KUEHN (08), dans les Cladocères, SCHLEIP (09), dans les Ostracodes, observent d'abord que l'œuf parthénogénétique, à la métaphase de son unique cinèse maturative, comporte le nombre diploïdique de chromosomes et que ceux-ci y subissent une simple division longitudinale. D'autre part, KUEHN observe, à la prophase, les figures d'anses strepsitènes, et SCHLEIP, comparant des espèces voisines d'Ostracodes, les unes à sexualité conservée, les autres à évolution parthénogénétique, arrive à constater, dans les unes comme dans les autres, les mêmes figures de prophase synaptique, les noyaux leptotènes, pachytènes, strepsitènes, bien que cela aboutisse, d'un côté, au nombre haploïdique et, de l'autre, au nombre diploïdique. Il semble donc que les figures de prophase synaptique n'ont, même dans les cas normaux, aucun rôle à jouer dans les phénomènes de réduction.

Cette difficulté peut paraître insurmontable et pourtant il n'en est rien. Il faut ici se rappeler les faits connus sur le développement apogamique

([1]) Voir, p. 322, ce que nous avons dit de la description de FOOT et STROBELL pour l'*Allolobophora*

dans les végétaux ([1]). Là aussi, les recherches de nombreux auteurs ont établi que la cinèse qui devrait être la première de maturation comporte le nombre diploïdique de chromosomes et que néanmoins, la prophase montre souvent les aspects synaptiques. Seulement, des études très détaillées, dues principalement à STRASBURGER, ont établi qu'au point de vue du *moment* où apparaît le nombre diploïdique, il existe une série graduée de types et qu'une série parallèle existe au point de vue de la réalisation plus ou moins avancée des aspects synaptiques. Dans le *Marsilia* (STRASBURGER, 07), la prophase synaptique est complète, mais aussi le nombre des chromosomes y est haploïdique et ce n'est qu'à la diacinèse que, les deux branches de chaque » chromosome « s'individualisant, le nombre diploïdique est restauré. La même chose s'observe, d'après SHIBATA et MIYAKE (09), dans la production du pollen chez l'*Houttuynia.* Dans l'*Alchemilla* (STRASBURGER, 04), la prophase synaptique est moins complète : elle s'arrête avant le stade pachytène pour suivre dès lors une évolution somatique avec un nombre diploïdique de chromosomes. Dans le *Wikstroemia* enfin (STRASBURGER, 09), on n'observe aucun aspect synaptique. La cinèse est somatique dès son début et le nombre des chromosomes est dès lors diploïdique.

Cette série transitionnelle nous paraît appuyer solidement l'interprétation que STRASBURGER en a déduite pour expliquer la présence d'une prophase synaptique dans l'apogamie. L'illustre professeur de Bonn admet que les figures synaptiques y représentent un essai, une tentative de réduction, mais qui n'aboutit pas : les chromosomes somatiques, après avoir été un instant géminés, se libèrent plus ou moins tôt d'après les espèces et reprennent une évolution somatique. Dans les cas les moins adaptés (*Marsilia)*, les gemini ne se décomposent qu'à la diacinèse; dans les cas les plus adaptés (*Wikstroemia*), il ne se produit même pas d'essai de conjugaison. Cela étant, l'alliance d'un nombre diploïdique de chromosomes à la diacinèse avec la réalisation d'aspects synaptiques, à la prophase, ne constitue pas une difficulté contre la signification pseudoréductrice attribuée à ceux-ci. Au contraire, la série de cas que nous venons de rappeler fournit à STRASBURGER (09) un légitime argument pour confirmer que les » chromosomes « diacinétiques, dans les cas normaux, sont bien des gemini.

Or, dirons-nous maintenant, rien n'empêche d'appliquer cette interprétation aux animaux parthénogénétiques et d'admettre qu'il s'y forme régu-

---

([1]) Voir la littérature dans WINKLER (08). Les cas d'apogamie dont nous parlons ici sont ceux que WINKLER a rangés dans la « parthénogénèse somatique » et que FARMER et DIGBY (07) appellent « parthénapogamiques »

lièrement des gemini, en nombre haploïdique, que ceux-ci persistent jusqu'à la veille de la diacinèse et qu'alors ils se dissocient en leurs éléments, les chromosomes somatiques, qui subiront ensuite une division longitudinale ordinaire. En effet, pour que cette interprétation fût inadmissible, il faudrait que les auteurs eussent constaté la présence du nombre haploïdique *dès le stade pachytène ou strepsitène*. Or, leurs numérations ne se rapportent, — SCHLEIP le reconnaît formellement, — qu'au stade de métaphase.

Entre le moment où SCHLEIP abandonne les anses strepsitènes et celui où sont constitués les chromosomes diacinétiques, en nombre normal, il y a un intervalle assez long pour y placer la dissociation, — la désyndèse, pourrait-on dire, — des gemini représentés par les anses strepsitènes elles-mêmes et la réapparition, à l'état indépendant, des chromosomes qui s'étaient géminés. Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que SCHLEIP ne dessine pas, pour les œufs parthénogénétiques, des figures de chromosomes métaphasiques analogues à celles qu'il représente pour les œufs normaux. Ainsi il n'y montre pas des chromosomes en V ou en X, tels qu'il en dessine pour les œufs normaux dans ses fig. 100 et 101.

Pour élucider complètement, au point de vue actuel, le cas des œufs parthénogénétiques, il faudra donc y établir avec soin les données numériques des stades pachytènes et strepsitènes [1].

IV. *Pourquoi deux cinèses de maturation.*

Voici une dernière objection : si c'est vraiment par le jeu de la première cinèse que se réduit le nombre des chromosomes et si la seconde cinèse n'intervient pas dans la réduction, il semble que cette seconde

---

(1) Nous trouvons, dans le mémoire récent de FRIES (09), des données qui mettent la parthénogénèse animale en harmonie parfaite avec l'apogamie végétale et qui confirment élégamment l'interprétation que nous donnons dans le texte FRIES étudie comparativement l'ovogénèse parthénogénétique (sans réduction) de l'*Artemia* et l'ovogénèse normale (avec réduction) du *Branchipus*. Or, dans le second cas, il retrouve toute l'étape synaptique et même, probablement, la parasyndèse. Dans le premier, au contraire, il n'observe aucun des aspects synaptiques, mais, dès le début, le réseau nucléaire donne, « somatiquement », le nombre diploïdique de chromosomes. L'*Artemia* représente donc, — comme le *Wikstroemia*, chez les Végétaux, — le chainon d'extrême adaptation dans la série des prophases parthénogénétiques et ainsi nous permet de raisonner pour les animaux comme nous l'avons fait pour les végétaux. Si la prophase synaptique était une simple conséquence d'un état physiologique de l'ovocyte et si elle n'était pas liée à l'accomplissement de la pseudo-réduction, on devrait l'observer aussi bien dans l'*Artemia* que dans le *Branchipus*. En sorte que, loin d'être une difficulté, les cas de parthénogénèse, dans les animaux, deviennent plutôt une confirmation de l'interprétation syndétiste.

cinèse soit une étape superflue dans la maturation : celle-ci devrait se clôturer après la première cinèse.

Cette difficulté n'est pas de nature à ébranler nos conclusions. En faisant au préalable nos réserves sur la valeur de pareilles considérations générales, lorsqu'on les oppose aux résultats de l'observation directe, et bien que nous laissions pour un mémoire ultérieur les questions théoriques qui se rattachent à la maturation, nous allons montrer que l'on peut aisément, dans notre interprétation, se rendre compte de la production d'une seconde cinèse, postméiotique et équationnelle.

Il faut rappeler d'abord que certains auteurs pensent que si la maturation comporte deux cinèses, c'est dans le but de réaliser une réduction *quantitative* de la chromatine, grâce à la succession rapide des deux divisions et à l'absence de repos entre elles.

Tel n'est pas notre avis. Nous admettons bien que la maturation réalise une réduction quantitative, mais nous n'attribuons pas celle-ci à l'absence de repos intercinétique. Avec Boveri (04), nous considérons la « *quantité* » nucléaire comme étant liée au nombre des chromosomes, par le fait que ceux-ci possèdent une *capacité spécifique d'accroissement*. Aussi pensons-nous que la réduction de la « quantité », dans chaque noyau de la tétrade, à la moitié de la valeur normale, est obtenue *par le fait même* que ce noyau ne reçoit que le nombre haploïdique de chromosomes. La réduction quantitative ne doit pas être réalisée par un phénomène *spécial*, tel que l'absence d'accroissement intercinétique. — En d'autres termes, même s'il y avait un accroissement intercinétique, néanmoins la quantité à laquelle pourrait atteindre le noyau de chaque cellule de la tétrade demeurerait la moitié de la normale par le fait même que le nombre des chromosomes possédés par ce noyau est le nombre haploïdique. Inversément, si le noyau de chaque cellule de la tétrade conservait le nombre diploïdique de chromosomes, il reprendrait, même après une intercinèse sans repos et sans accroissement, les dimensions normales [1].

[1] Disons dès maintenant qu'à notre avis, la réduction quantitative du noyau ou, mieux, la réduction de la « capacité d'accroissement du noyau » constitue l'un des buts de la réduction numérique elle-même. Celle-ci, en empêchant le doublement répété du nombre des chromosomes, fait obstacle au doublement répété des dimensions nucléaires et par conséquent aussi des dimensions protoplasmiques. Elle empêche ainsi que la fécondation entraîne pour l'organisme soit l'acquisition de dimensions excessives, soit l'abolition de la structure cellulaire par l'établissement d'une vaste structure symplastique.

La réalisation d'une réduction quantitative n'explique donc pas la production d'une seconde cinèse de maturation, succédant à la cinèse méiotique. Mais nous allons voir qu'on peut s'en rendre compte dans une autre voie, tentée la première fois par MONTGOMERY (01). Celui-ci considère la seconde cinèse comme une conséquence de l'accroissement qu'ont subi les *n* chromosomes somatiques après la dernière cinèse goniale. Cet accroissement entraîne nécessairement, ici comme ailleurs, la production d'une cinèse par division longitudinale. Aussi, la première cinèse maturative étant employée à séparer les chromosomes géminés, il faut qu'elle soit suivie d'une seconde mitose, équationnelle. — BOVERI (04) précise, d'après ses expériences sur le « cycle de la chromatine », cette conception. Les chromosomes goniaux, au moment où ils entrent dans le noyau cytaire, sont dans leur l'état de « Jugend »; après le repos, ils se retrouvent « als ausgewachsene Chromosomen ». Aussi doivent-ils se diviser en deux « jungen Chromosomen ». Si donc, après la cinèse réductrice, il ne se produisait pas une seconde cinèse, achevant la division longitudinale des *n*/2 chromosomes, les *n* moitiés longitudinales de ceux-ci demeureraient dans un même noyau, deviendraient elles-mêmes *n* chromosomes et cela rendrait illusoire la cinèse réductrice.

On trouve déjà dans ces interprétations de MONTGOMERY et de BOVERI une explication satisfaisante du point dont nous parlons. Mais nous pensons qu'on peut approfondir encore la question.

Nous avons, en 1904, adopté, sur la question actuelle, une interprétation qui avait déjà été insinuée par FARMER et MOORE (03). Il faut, pensons-nous, considérer la cinèse hétérotypique non pas comme une *cinèse*, mais simplement comme un *processus cinétique réducteur*, c'est-à-dire comme un phénomène qui *emprunte* le mécanisme cinétique, pour opérer un effet *spécial* : la séparation de chromosomes complets en deux groupes [1], et ce processus réducteur, il faut se le représenter comme intercalé *dans la dernière des cinèses ovo-*, *spermato-* et *sporogénétiques*. En d'autres termes, nous considérons la cinèse homéotypique comme la dernière cinèse de la série de divisions qui doit, aux dépens de cellules primordiales, donner naissance aux cellules reproductrices; seulement, à la prophase de cette cinèse finale, pendant que s'élaborent ses chromosomes et que ceux-ci, même, subissent leur fissuration longitudinale normale, il vient s'intercaler un processus réducteur (conjugaison parasyndétique et

[1] RUECKERT (94) et BOVERI (04) avaient déjà fait remarquer que, pour effectuer une séparation de chromosomes, la cellule n'a à sa disposition qu'un moyen : celui de la figure achromatique.

métacinèse méiotique) qui fait en sorte que la dernière cinèse « génétique », au lieu de s'effectuer sur un groupe de n chromosomes, se réalise au contraire sur deux groupes de $n/2$ chromosomes; de façon que cette cinèse, au lieu de produire, comme ses devancières, *deux* noyaux de *n moitiés longitudinales*, produit au contraire *quatre* noyaux, de *n/2 moitiés longitudinales*. L'utilité de cette intercalation du processus réducteur dans la dernière cinèse de multiplication, se conçoit aisément. Si le phénomène réducteur devait constituer la toute dernière étape de la formation des éléments reproducteurs, ceux-ci pourraient en quelque sorte y échapper et conserver leur nombre diploïdique de chromosomes. Au contraire, intercalé dans la prophase de la dernière cinèse de la série de multiplication, le processus méiotique est d'une réalisation plus assurée, puisque les cellules reproductrices n'achèveront de se produire qu'après l'avoir subi.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Si le lecteur veut bien se reporter aux résumés que nous avons placés à la fin de chacun de nos chapitres, il pourra grouper les conclusions que nous croyons devoir dégager de ce travail.

Nous pensons, en premier lieu, avoir montré que, dans un bon nombre d'objets animaux et végétaux, les cinèses de maturation s'accomplissent suivant le type d'une *préréduction hétérohoméotypique* préparée par une *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse ou zygoténie* (voir la description de ce type, p. 251) [1].

Pour ce qui touche, en second lieu, les descriptions et interprétations opposées à ce type, il convient de distinguer. La plupart se rapportent aux objets mêmes pour lesquels nous croyons notre interprétation établie : si nous avons raison, elles doivent donc être écartées. D'autres concernent des objets différents; or : *a*) nous avons pu montrer qu'aucune de ces descriptions n'est établie et nous avons signalé les lacunes qu'elles contiennent et les points qui y demandent révision; *b*) nous avons vu que, dans ces objets incomplètement ou imparfaitement étudiés, les images de la maturation sont identiques à ce qu'elles sont dans les objets mieux connus; *c*) nous avons pu maintes fois montrer que les documents fragmen-

[1] Pour composer un schéma de cette interprétation, il faut unir le schéma de la FIG. 44 avec ceux des FIG. 16 et 17.

taires qui concernent ces objets, se complètent aisément dans notre sens, par la comparaison avec des objets voisins; *d)* enfin, nous avons eu plusieurs fois l'occasion de noter que des descriptions opposées à notre type ont été corrigées dans son sens par des recherches nouvelles et plus détaillées.

En présence de ces constatations, nous nous croyons autorisé à généraliser, pour tous les objets dont nous parlons dans ce travail, le type de maturation que nous venons de nommer et à admettre que le processus méiotique y est partout *essentiellement le même*. Pour donner à notre pensée une forme précise, nous dirons qu'à notre avis, l'*unité des phénomènes réducteurs*, dans les Métaphytes et les Métazoaires, *est du même ordre* que *l'unité des phénomènes chromosomiques dans la caryocinèse somatique.*

Cela veut-il dire que nous tenions la question pour complètement élucidée? Loin de là : il y a plusieurs points pour lesquels les grandes lignes seules sont connues et qui demandent des recherches de plus en plus approfondies : la question du « mécanisme » de la syndèse, entre autres, demande à être élucidée et, sur ce point, les objets végétaux à « prochromosomes » sont peut-être appelés à jeter de nouvelles lumières. Il importe d'ailleurs d'étudier un grand nombre d'objets nouveaux pour donner une base de plus en plus large à l'interprétation vraie, surtout en ce qui concerne les stades encore fort discutés de la prophase.

Les points sur lesquels il faudrait porter son attention pour ne pas faire fausse route, sont, à notre avis, les suivants :

1. Il faut étudier dans le plus grand détail possible les stades qui précèdent les anses pachytènes, rechercher les stades de transformation du réseau en filaments minces et analyser la façon dont se comportent ceux-ci.

2. En ce qui concerne spécialement les animaux, il faut rechercher les stades de filaments minces *orientés* et d'anses pachytènes en bouquet.

3. Il faut analyser soigneusement les images d'anses pachytènes pour y rechercher les traces de dualité.

4. Il est nécessaire de rechercher — jusqu'à ce qu'on les trouve, dirions-nous volontiers, — les aspects strepsitènes bien caractérisés.

5. Il convient, pour les stades de diacinèse et les stades ultérieurs, de rechercher, même dans les objets à petits éléments, des images semblables à celles que l'on connaît comme classiques dans les objets à chromosomes plus longs.

6. Il faut éclairer l'étude des objets difficiles par la comparaison avec les objets plus clairs.

APPENDICE.

LES TRAVAUX RÉCENTS SUR LA RÉDUCTION.

Les travaux qui ont paru depuis le mois d'octobre dernier sur la réduction sont très nombreux (plus de vingt) et cela montre quelle large place le problème actuel occupe dans les préoccupations des biologistes. Disons tout de suite que rien ne nous oblige à modifier les conclusions de notre présente étude — confirmées d'ailleurs par plusieurs des travaux récents — et que nous n'avons à signaler aucune voie vraiment nouvelle d'interprétation.

Bien que l'on retrouve dans les descriptions plusieurs des types que nous avons distingués plus haut, néanmoins c'est la préréduction hétéro-homéotypique avec pseudo-réduction prophasique qui recrute le plus d'adhérents et cela sous ses deux formes, la parasyndèse et la métasyndèse. Les autres interprétations, au contraire, ne sont patronnées que par de rares partisans.

1. *Préréduction hétérohoméotypique.*

Les partisans de la préréduction avec métasyndèse sont : Buchner (09) pour l'*Aedipoda* (sp.) et le *Gryllus* (ov.); Arnold (09) pour le *Dendrocœlum lacteum* (ov. et sp.); Hyde (09) pour le *Hyacinthus;* B. M. Davis (09) pour l'*Oenothera grandiflora.* Il faut aussi placer ici la description de Kleinert (09) pour l'*Helix* (sp.); l'auteur, il est vrai, penche pour la postréduction, mais son étude de ce point est bien trop incomplète pour qu'on puisse en tenir compte et il faut simplement considérer la description de Kleinert sous le rapport de la métasyndèse. Buchner (10), dans le *Sagitta* (ov.), sans avoir étudié complètement la prophase, rejette néanmoins la parasyndèse et trouve plus probable la métasyndèse.

Les partisans de la parasyndèse sont : Gérard (09) pour le *Stenobothrus* (sp.); Morse (09) pour divers Orthoptères (sp.); Maréchal et De Sadeleer (09) pour le *Raja* (ov.), les auteurs n'étudiant dans cet objet que la prophase synaptique et l'accroissement; Yamanouchi (10) pour l'*Osmunda;* Fries (09) pour le *Branchipus* (ov.); Dingler (10) pour le *Dicrocœlium* (sp.); Nichols (10) pour le *Juniperus.*

Les descriptions métasyndétistes n'apportent aucun argument nouveau et sont sujettes aux objections que nous avons développées dans le corps de ce mémoire, pages 313 et suiv. Il est clair, pensons-nous, que l'interprétation métasyndétiste provient encore, dans ces travaux récents, de ce que les auteurs ont négligé de rechercher le strepsinéma bien caractérisé, c'est-à-dire les anses dédoublées à écartements et entrelacements bien marqués. C'est ainsi que dans l'*Oedipoda*, BUCHNER ne mentionne pas d'anses strepsinématiques et, cependant, ces aspects ont été observés par DE SINÉTY, FIG. **107**, dans le même animal, et nous avons vu que les FIG. **108** et **109**, de SUTTON, représentent certainement le strepsinéma dans une autre sauterelle; d'ailleurs GÉRARD, dans le *Stenobothrus*, exclut nettement le repliement. — De même, entre la fig. 31 et la fig. 32 de ARNOLD et entre sa fig. 9 et sa fig. 10, il y a un passage brusque; il est certain que là se place un stade de strepsinema, tel que SCHLEIP l'a observé sur *Planaria gonocephala* et tel que nous-même l'avons retrouvé récemment dans d'autres Planaires. — DAVIS, dans l'*Oenothera*, n'observe même pas de dédoublement longitudinal; nous avons déjà dit plus haut, à propos des descriptions de GATES et de GEERTS, pourquoi nous pensons que ce stade existe dans l'*Oenothera* et pourquoi, entre les fig. 15, 16, 17, 18 de DAVIS et sa fig. 19, il y a place pour un strepsinema. — La même remarque s'applique à la description de HYDE. — KLEINERT a certainement aussi négligé le stade strepsitène entre sa fig. 20 et ses fig. 21 et 22. — Il est vrai que BUCHNER mentionne une fente transversale dans les anses pachytènes; mais, en renvoyant à ce que nous avons dit plus haut au sujet de ces fentes, p. 328, nous ferons remarquer en outre que ces apparences sont bien indistinctes dans les figures de BUCHNER.

Les métasyndétistes dont nous parlons nient d'autre part la parasyndèse. Mais il faut remarquer qu'ici encore leurs observations sont incomplètes. Dans les Orthoptères, les aspects de transition entre les anses leptotènes et les anses pachytènes sont bien plus variés que ceux que représente BUCHNER dans ses figures, ainsi que nous avons pu le constater nous-même sur les préparations de DE SINÉTY. — B. DAVIS et HYDE n'ont pas étudié assez complètement les images leptotènes (fig. 12 et 13 de DAVIS). — Dans les Planaires, nous avons nous-même retrouvé les images d'accolement décrites par SCHLEIP. — KLEINERT passe directement du repos aux anses pachytènes. — Enfin, les observations de BUCHNER sur le *Sagitta* ne sont encore que fragmentaires.

Les nouveaux travaux dont nous parlons sont donc loin d'apporter la preuve du repliement métasyndétiste.

En ce qui concerne les parasyndétistes, il y a plusieurs points à relever. D'abord, Maréchal et De Sadeleer, de même que Gérard, Yamanouchi, Fries et Dingler, voient persister dans les anses pachytènes les dualités de conjugaison. Cela confirme nos conclusions et établit à nouveau la valeur pseudoréductionnelle de la zygoténie. — Dingler, dans le *Dicrocœlium*, — ce même objet, chose à noter, qui a servi à Goldschmidt d'argument pour la préréduction avec tétrades, p. 302, — trouve un cas spécialement clair de zygoténie, car il a pu compter les anses leptotènes et les trouver en nombre double du nombre des anses pachytènes. Le travail de Dingler confirme donc nos conclusions au sujet des résultats de Goldschmidt. — Les observations de Morse sont incomplètes : l'auteur n'a pas observé le vrai stade zygotène et il ne se fonde, pour admettre la parasyndèse, que sur l'épaississement brusque des anses accompagné de leur diminution en nombre. — Les observations de Gérard appellent aussi quelques remarques concernant les points sur lesquels l'auteur se sépare de nos conclusions. Gérard dit n'avoir pas retrouvé, dans son Orthoptère, les stades de bouquet leptotène et pachytène et il pense que la syndèse se fait entre deux spirèmes continus. Or, Buchner, dans le même groupe des Orthopthères, insiste sur la présence de dispositions en bouquet et nous avons nous-même constaté, dans ces animaux, que les extrémités libres des anses leptotènes et pachytènes viennent buter contre la membrane nucléaire. — D'autre part, Gérard explique la syndèse par un rabattement de travées secondaires sur des travées principales : outre qu'on comprend difficilement comment cela arriverait à produire une association régulière de deux filaments, il faut remarquer que cela ne résulte pas des figures de l'auteur; Gérard, pensons-nous, n'a pas observé le vrai stade zygotène. — L'auteur admet que, lors de la syndèse, les granules chromatiques portés par les deux gamomites se placent vis-à-vis l'un de l'autre. Cela nous paraît contredit par les figures de Gérard, car entre les corpuscules qu'il dessine sur les filaments avant leur conjugaison et ceux qu'il dessine en double rangée après la syndèse, il y a une grande différence de dimensions.

2. *Hétérohoméotypie synmixique* (Janssens).

Dans les Batraciens, Janssens continue à admettre la zygoténie et, malgré certaines expressions dubitatives, il la considère comme pseudo-

réductionnelle. Seulement, l'auteur décrit des échanges synmixiques entre les deux branches des chromosomes diacinétiques, branches qui, dans les Batraciens, sont longitudinalement divisées. Voici quel serait le mécanisme de cette synmixie : aux « nœuds » où se croisent les deux branches entrelacées (appelons-les A et B), celles-ci, d'après l'auteur, se compénètrent plus ou moins; or, il peut se faire qu'en ces points les deux branches se coupent transversalement et que, grâce à la compénétration que nous venons de dire, les tronçons se ressoudent en s'échangeant de branche à branche. Cela peut se réaliser de deux façons : ou bien la rupture transversale entame complètement chacune des branches et alors la ressoudure se fait de manière à unir, de part et d'autre, un tronçon de A avec un tronçon de B; ou bien, et ceci serait plus important, la fente transversale et la ressoudure synmixique ne se réalisent que pour l'une des moitiés longitudinales de A et l'une des moitiés longitudinales de B et il en résultera, entre autres, des formes chromosomiques analogues à celles que nous avons appelées chromosomes à chaton et tétrades-croix, p. 227 et 229, telles que les chromosomes *a*, *b*, *f*, *i*, *j* de notre FIG. 8 et les chromosomes *a*, *b*, *h*, *i*, *k* de notre FIG. 9. Ainsi, dans le chromosome *a* de la FIG. 8, la disposition qui termine le chromosome vers le bas ne serait pas due, ainsi que nous l'admettons avec tous les auteurs, à ce que les moitiés longitudinales de chacune des deux branches se dissocient plus ou moins. Il faudrait admettre, au contraire, que celle des 4 moitiés longitudinales qui est le plus à gauche a appartenu d'abord à la branche de droite, et que la moitié longitudinale qui est le plus à droite a appartenu primitivement à la branche de gauche. Ces phénomènes d'échange seraient, d'après JANSSENS, la raison d'être des croisements strepsinématiques et c'est pour désigner ce rôle attribué aux nœuds, que l'auteur donne à son interprétation le nom de chiasmatypie. C'est en somme une sorte de synmixie prophasique.

A la métaphase I, si nous en jugeons d'après les schémas de l'auteur, fig. XXII, XXIII, XXV, ce sont les branches qui, généralement du moins, sont dirigées vers les deux pôles différents. Seulement, lorsque la synmixie ne s'est réalisée que pour l'une des moitiés longitudinales de chaque branche, le chromosome-fille est constitué, sur une certaine longueur, par une portion de la branche originelle divisée longitudinalement et, sur le reste de sa longueur, par deux tronçons de moitiés longitudinales provenus de deux branches différentes. Il en résulte que, dans un même chromosome, la première métacinèse est réductrice pour certains tronçons, mais équa-

tionnelle pour d'autres. Et la seconde cinèse aura une portée inverse. C'est par ces phénomènes que l'auteur explique certains aspects de l'anaphase I comme le grand écartement des « moitiés longitudinales » dans les chromosomes-filles I ou certains entortillements que montrent parfois les chromosomes-filles I durant leur séparation.

Cette interprétation, on le voit, ne représente donc en réalité qu'une hétérohoméotypie compliquée de synmixie à la première cinèse, ainsi que les schémas de l'auteur le montrent bien.

Avant tout, quoi qu'il en soit des Batraciens, il nous semble clair que cette interprétation, du moins en ce qui concerne la synmixie des moitiés longitudinales, la seule qui serait importante, doit être exclue pour de nombreux objets. Tels sont tous ceux qui ne montrent pas de division longitudinale nette de leurs branches avant la métaphase I, c'est-à-dire de nombreux végétaux et animaux; tels a fortiori ceux où la division longitudinale des chromosomes-filles I ne se manifeste qu'à l'anaphase; tels encore tous les objets à petits chromosomes dans lesquels, souvent, les deux branches ne se croisent pas, au moment où devrait se produire la synmixie.

En ce qui concerne, d'autre part, les chromosomes à chaton et les tétrades-croix, auxquels l'auteur croit pouvoir appliquer son interprétation, il nous semble évident qu'on doit les expliquer comme nous l'avons fait nous-même, d'accord avec de nombreux auteurs. Des figures comme celles de SUTTON, FIG. 8 et 9 — nous les avons retrouvées nous-même dans les Orthoptères, — montrent clairement que les croix résultent bien d'un écartement des moitiés longitudinales, dans chacune des deux branches, à l'une des extrémités de celles-ci. En effet, on suit aisément une transition ménagée depuis une dissociation débutante des moitiés longitudinales, FIG. 9, chromosomes *a* et *b*, jusqu'à un écartement complet, FIG. 8, chromosome *f*, en passant par une dissociation moyenne, FIG. 8, chromosomes *a* et *b*. Nous avons nous-même observé dans les Orthoptères des formes comme celles des chromosomes *a* et *f* de la FIG. 8 et il nous paraît vraiment impossible d'y appliquer l'interprétation « chiasmatypique ». Concernant encore les appuis cherchés par l'auteur dans la littérature, ajoutons que les SCHREINER ne donnent pas pour « très hasardée » leur interprétation des croix; que, de plus, BONNEVIE pour l'*Amphiuma* et FOOT et STROBELL pour l'*Allolobophora* admettent, contrairement à ce que pense l'auteur, le schéma hétérohoméotypique.

L'interprétation de l'auteur est-elle établie pour les Batraciens eux-mêmes? Nous ne le pensons pas.

En faisant abstraction de certaines considérations générales, — dont plusieurs sont d'ailleurs contredites par l'interprétation de l'auteur lui-même, — les appuis de l'hypothèse résident, d'un côté, dans la difficulté d'expliquer certains aspects anaphasiques, si on les attribue simplement à la division longitudinale des branches chromosomiques, de l'autre, dans certaines dispositions des chromosomes prophasiques représentées par l'auteur dans ses figures, telles que des fentes transversales dans les branches chromosomiques ou bien le fait que l'une des moitiés longitudinales de chacune des branches paraît se continuer dans l'autre branche.

En ce qui concerne les aspects de l'anaphase I, l'écartement des « moitiés longitudinales », sur lequel insiste l'auteur, s'explique suffisamment, nous paraît-il, si l'on songe que, dans les Batraciens et dans d'autres objets semblables, la fente longitudinale des branches date de la prophase elle-même et non pas seulement de l'anaphase, et si l'on se rappelle la tendance à l'écartement que révèlent, ainsi que l'ont fait ressortir Hæcker et Bonnevie, les moitiés longitudinales, durant cette période de l'évolution et jusque pendant la segmentation. — Les irrégularités dans la position des chromosomes-filles en anaphase, fig. 20, 24, 25, 29 de l'auteur, résultent assez naturellement de ce que souvent les branches, au moment où elles se séparent, doivent se désentrelacer. — Enfin, il est certaines dispositions, comme celles des fig. 36, 37, 38, sur lesquelles l'auteur insiste, et pour lesquelles néanmoins il n'apporte aucune explication. Elles ne peuvent d'ailleurs pas s'expliquer, dans l'hypothèse de l'auteur, autrement que dans la simple interprétation hétérohoméotypique.

Parmi les aspects prophasiques qui servent d'appui à l'auteur, les uns sont des formes de chromosomes à chaton, fig. 1, 2, 3, 4, 7, 8. Il n'y a pas de doute qu'il faut les expliquer ici comme dans les Orthoptères, chez lesquels d'ailleurs ces formes sont encore plus accentuées. D'autres chromosomes paraissent, à première vue, plus favorables à la « chiasmatypie ». Ce sont ceux qui montrent, non plus dans leurs extrémités, mais dans leur partie médiane, des échanges apparents de moitiés longitudinales, fig. 1, 9, 10, 13. Nous connaissons de semblables formes dans les Orthoptères (le chromosome *g* de la FIG. **108** en offre un cas) et il est certain pour nous qu'elles ne sont pas susceptibles de l'interprétation de Janssens. Ces aspects s'expliquent aisément soit par des attaches soit par des anastomoses entre les

deux branches, telles qu'en dessine par exemple STRUCKMANN (05) dans sa fig. G : JANSSENS représente d'ailleurs d'assez fortes anastomoses dans une des branches du chromosome de sa fig. 10 et, d'autre part, le chromosome de sa fig. 5 serait bien difficile à expliquer par la chiasmatypie, sans l'intervention d'anastomoses. Peut-être aussi les aspects dont nous parlons pourraient-ils parfois s'expliquer par un phénomène analogue à celui qui, se passant dans les extrémités chromosomiques, y donne naissance aux chatons et aux croix, c'est-à-dire par une dissociation précoce des moitiés longitudinales dans chaque branche, en même temps que par un rapprochement deux à deux, de branche à branche, des moitiés longitudinales séparées. — En ce qui touche les fentes transversales des chromosomes, qui devraient rendre possibles les échanges synmixiques, il faut noter d'abord qu'on les retrouve même dans les *moitiés longitudinales* des chromosomes somatiques, FIG. **116**, et que de plus l'auteur en représente, dans sa fig. 6, en dehors du point de compénétration des branches, en dehors par conséquent du point où elles pourraient entrer en jeu.

L'auteur voit dans son interprétation le moyen de fixer un rôle aux entrelacements strepsinématiques. Seulement, il faut remarquer que le nombre de ces entrelacements diminue parfois assez notablement au cours de la prophase et que, par conséquent, un petit nombre d'entre eux seulement pourrait servir à des « synmixies chiasmatiques »; les autres demeureraient donc sans rôle. — Ajoutons enfin qu'il nous semble bien malaisé de se représenter le mécanisme des ruptures et des ressoudures chromosomiques admises par l'auteur.

3. *Préréduction sans pseudo-réduction* (OETTINGER).

Le travail in extenso de OETTINGER (09) défend, pour le *Pachyiulus varius* (sp.), une interprétation analogue à celle de KORSCHELT pour l'*Ophryotrocha*. L'auteur compte, dans les spermatogonies, 25 chromosomes; d'autre part, durant la prophase spermatocytaire, il compte, même sur le vivant, 25 chromosomes, apparaissant, sur le matériel fixé, en forme de tétrades (sauf l'accessoire). C'est au moment de la métaphase que les tétrades s'unissent deux par deux en des paires que l'anaphase va dissocier (préréduction).

Malgré la précision des données de l'auteur, nous ne sommes pas convaincu. Nous savons d'expérience personnelle, et un débat récent doit l'avoir prouvé, combien une numération exacte peut présenter parfois de difficulté. D'autre part, la description de l'auteur, à côté de certaines la-

cunes, contient des détails si spéciaux, si étrangers à tout ce que nous savons même d'objets voisins, que nous ne pouvons nous empêcher de penser que le *Pachyiulus* réclame de nouvelles recherches.

Quelques mots suffiront concernant ces côtés spéciaux ou incomplets de la description de l'auteur. OETTINGER observe le synapsis et même, fig. 11 à 15, des anses doubles absolument semblables aux anses pachytènes dédoublées connues partout ailleurs. Seulement, d'après l'auteur, ces anses doubles ne servent que de filaments conducteurs pour la matière chromatique; celle-ci, abandonnant le grumeau synaptique, va s'accumuler contre la membrane nucléaire en des corps qui *s'accroissent par apposition* et deviennent des chromosomes en tétrades, tandis que les anses doubles se décolorent et deviennent un réseau de linine. Nous permettra-t-on de demeurer sceptique vis-à-vis de cette description de l'auteur, d'autant plus que OETTINGER ne dessine aucune des formes chromosomiques classiques, observées par BLACKMAN *dans d'autres myriapodes*. Il ne représente d'ailleurs ni le vrai noyau leptotène, ni le vrai noyau pachytène orienté. — La fig. 20 de l'auteur ne démontre guère que les tétrades se groupent en $n/2$ paires de tétrades et encore ici la fig. B de BLACKMAN (05, p. 30), pour le *Scolopendra*, ainsi que la fig. 2 de SILVESTRI (09) pour le *Pachyiulus communis*, montrent les formes *classiques* de métaphase. — Enfin, il est impossible de trouver établie l'interprétation de l'auteur concernant la façon dont les chromosomes se comporteraient au fuseau.

4. *Postréduction sans pseudo-réduction* (DOWNING).

En 1905, DOWNING avait admis, pour la spermatogénèse de l'*Hydra*, une interprétation postréductionnelle. Nous avons (05) dit qu'à notre avis, l'auteur avait pris des figures spermatogoniales pour des figures spermatocytaires. Pour l'ovogénèse du même animal, DOWNING admet maintenant une interprétation toute spéciale [1]. L'auteur, — qui d'ailleurs recherche encore après l'accroissement l'origine des chromosomes et ne parle pas d'étape synaptique, — décrit, à la métaphase I, 12 chromosomes. Ceux-ci se divisent longitudinalement; les 12 chromosomes-filles se conjuguent pendant l'anaphase, deux par deux, puis reconstituent un noyau. Pour la seconde cinèse, 6 chromosomes se forment aux dépens du réseau et ils subissent une division longitudinale. — Une description si particulière de-

[1] Nous avions compris, d'après la note préliminaire de DOWNING (v. p. 247), que l'auteur admettait le Primärtypus. Ce n'est pas là le sens du travail définitif.

manderait à être appuyée de nombreuses figures. L'auteur n'en produit presque pas. Les fig. 14 et 15 seraient les seules importantes pour l'interprétation de DOWNING, qui les considère comme appartenant à l'anaphase I. Nous dirons seulement que ces formes nous paraissent bien étranges pour des figures d'anaphase I. Il faut de nouvelles recherches sur l'*Hydra*.

5. *Réduction dès les cinèses ovogoniales* (JOERGENSEN).

JOERGENSEN (09), pour les Éponges, admet une interprétation tout à fait opposée aux deux précédentes : le nombre haploïdique apparaîtrait dès les cinèses goniales, l'œuf fécondé possédant 16 chromosomes métaphasiques, tandis que les cinèses goniales, comme les cinèses de maturation, comporteraient, au fuseau, 8 » chromosomes «. Outre cette donnée fondamentale, la description de l'auteur présente maintes particularités. Les chromosomes, durant toute l'ovogénèse, auraient régulièrement la forme de tétrades, aussi bien les chromosomes ovogoniaux que les chromosomes ovocytaires, aussi bien les chromosomes-filles de l'anaphase que les chromosomes-mères. Le noyau cytaire quiescent, d'après JOERGENSEN, se transforme d'emblée en un filament bien défini (leptotène), qui bientôt s'oriente en bouquet (pachytène) tout en se segmentant. Sans passer par un dédoublement longitudinal, les anses pachytènes se réduisent en granules d'abord éparpillés sur un réseau achromatique et disparaissant bientôt à la vue. Plus tard, la vésicule germinative montre à nouveau des cordons très chromatiques, mais ce ne sont pas encore eux qui deviennent les chromosomes maturatifs. Ceux-ci se forment de la manière suivante : la matière chromatique se ramasse en certains points, forme de petits conglomérats qui deviennent — » wie, wurde in einzelnen nicht beobachtet « — les chromosomes polaires en forme de tétrades. — En ce qui concerne le partage métaphasique des chromosomes dans les ovogonies et l'ovocyte, l'auteur reconnaît lui-même que l'objet est défavorable pour l'étude de ce point.

Nous ne pouvons pas non plus accepter comme établie cette description de JOERGENSEN. D'abord, les stades de passage entre le repos cytaire et le stade pachytène devraient être plus complètement étudiés. — La désagrégation des chromosomes dans la vésicule germinative, loin d'être démontrée, est contredite par les figures. Il est certain, pour nous, que les fig. 52 et 52*a* de l'auteur montrent des anses diplotènes ou strepsitènes et non pas des cordons chromatiques quelconques; il y a, dans la fig. 52, en bas, une anse strepsitène à plusieurs entrelacements.

D'ailleurs, JOERGENSEN, nous l'avons dit, n'a pas pu voir comment, à la fin de l'accroissement, se formeraient les chromosomes. C'est la lacune que l'on trouve *chez tous les auteurs* qui nient la persistance des chromosomes dans la vésicule germinative et qui veulent que les chromosomes se forment *de novo* à la fin de l'accroissement. — En ce qui concerne maintenant les données numériques, il faut remarquer que le principal appui de l'auteur pour établir le nombre réduit dans les ovogonies se trouve dans des figures (14, 28) qui représenteraient, en vue polaire, les deux groupes anaphasiques s'écartant l'un de l'autre et dans lesquelles l'auteur compte 16 chromosomes en deux groupes de 8. Il ne nous paraît pas clair que les fig. 14 et 28 ne représentent pas simplement une métaphase toute constituée ou plutôt même un stade encore antérieur. En résumé, nous nous voyons aussi forcé de demander de nouvelles recherches sur les Éponges.

6. *Euméiose prophasique sans syndèse* (REGAUD).

Dans son mémoire tout récent sur la spermatogénèse du rat, REGAUD (10) adopte l'opinion de MEVES en ce qui concerne la non-persistance des chromosomes et l'euméiose prophasique; mais d'autre part, il se sépare de MEVES en n'admettant pas, pour les deux cinèses elles-mêmes, le schéma hétérohoméotypique. REGAUD, en effet, observe, à la première métaphase, une telle fusion des deux branches chromosomiques qu'il est impossible de décider si ce sont elles qui se séparent à l'anaphase; d'autre part, la seconde cinèse comporterait une division transversale des chromosomes. Ajoutons que l'auteur n'a observé, dans le rat, aucun des aspects caractéristiques de l'étape synaptique, ni les noyaux leptotènes, ni les noyaux pachytènes en bouquet, ni *a fortiori* les noyaux zygotènes.

Bien que nous ne connaissions pas le rat, il nous est fort difficile de croire que les choses puissent s'y passer autrement qu'ailleurs et nous ne trouvons pas, dans les observations de REGAUD, de preuve définitive qu'il en soit ainsi. — En ce qui concerne la métaphase I, l'auteur fait des réserves sur la légitimité de l'argumentation qui se fonde sur les objets plus clairs pour éclairer les autres. Nous ne partageons pas ce scepticisme. Lorsqu'on a vu clairement, dans un bon nombre d'objets, les branches des chromosomes diacinétiques se séparer à la métaphase I; si ensuite, observant d'autres objets moins clairs, on y retrouve des formes prophasiques, absolument identiques à celles que montrent les objets de la première catégorie et des formes métaphasiques moins faciles à analyser, mais cepen-

dant tout à fait semblables, elles aussi, à celles des objets clairs; si de plus cette observation a porté sur les groupes les plus divers d'animaux et de végétaux, il est impossible de s'arracher à la conviction que, dans tous les cas, les phénomènes métaphasiques sont essentiellement identiques. Aussi, en tenant compte de la parfaite ressemblance des figures prophasiques et métaphasiques du rat avec les images classiques, nous ne pouvons douter que la première métaphase sépare, dans cet animal, les deux branches de chaque chromosome diacinétique. — La division transversale des chromosomes à la seconde cinèse n'est pas non plus démontrée. Les apparences de fente transversale peuvent très bien être dues, ainsi que cela a lieu certainement dans beaucoup d'intercinèses, à une grande divergence des moitiés longitudinales par une de leurs extrémités. — En ce qui concerne la question de la prophase synaptique dans le rat, nous croyons devoir aussi raisonner par analogie. Nous ne pouvons pas croire que, l'ovogénèse du chat et du lapin, — et, d'après Regaud lui-même, la spermatogénèse de ces animaux, — montrant des figures si nettes d'étape synaptique, on n'arrive pas bientôt à retrouver aussi ces stades dans la spermatogénèse du rat. D'ailleurs, les Schreiner (06) ont retrouvé, dans ce dernier animal, des images concordantes avec celles que leur ont fournies les autres objets de leur étude.

7. *Chromosomes d'origine nucléolaire* (Darling).

La description de Darling (09) pour l'*Acer negundo* est fort spéciale. Le réseau nucléaire, en passant par un stade filamenteux, donnerait naissance, probablement par parasyndèse, à 8 chromosomes à deux branches. De son côté, le nucléole donnerait origine, graduellement, à 5 chromosomes, possédant, dès leur apparition, une constitution identique à celle des 8 autres chromosomes. En présence de la description opposée de Cardiff pour un autre *Acer*, on comprendra que nous ne puissions admettre, sans la contrôler sur l'objet, une description aussi spéciale que celle de Darling.

Descriptions incomplètes.

Braun (09), un élève de Hæcker, dans un appendice à un travail récent, adopte pour le *Cyclops viridis*, — l'objet pour lequel Hæcker avait proposé la synmixie, — l'interprétation hétérohoméotypique. L'auteur n'a pas étudié la prophase.

Farmer et Digby (10) disent avoir vainement recherché, dans les Fougères, des aspects démonstratifs de zygoténie. Les auteurs ne paraissent pas avoir rencontré de figures analogues à nos figures d'*Osmunda*, fig. **121** et **122**, qui, à notre avis, ne laissent place à aucun doute.

Von Baehr (09), dans la spermatogénèse d'*Aphis saliceti*, décrit des chromosomes diacinétiques à deux branches et la séparation de celles-ci à la première cinèse. D'autre part, les deux branches proviennent, d'après lui, du dédoublement longitudinal. Ces deux points, conformes à notre interprétation, ressortent bien des figures de l'auteur. Seulement celui-ci n'a pas pu élucider la signification du « dédoublement longitudinal ». Von Baehr devrait, entre sa fig. 51 et sa fig. 52, rechercher le stade d'anses leptotènes orientées et celui d'anses zygotènes.

Dans un travail sur l'œuf d'*Arion empiricorum*, Lams (10) s'occupe brièvement de la réduction. L'objet est défavorable et l'auteur n'a pu arriver à aucune conclusion concernant l'origine et les allures des chromosomes.

Le mémoire récent de Strasburger (10) sur l'apogamie dans les Urticacées contient des données très intéressantes qui confirment ce que nous avons exposé plus haut au sujet des relations entre l'apogamie et les phénomènes synaptiques. Tandis que, dans l'*Elatotesma acuminatum*, la cellule-mère du sac embryonnaire évolue « synaptiquement » jusqu'au stade pachytène pour retourner alors au repos et se diviser ensuite d'après le mode somatique, au contraire, dans l'*Elatotesma sessile*, la cellule-mère évolue somatiquement dès le début. Strasburger rappelle d'ailleurs que Juel (00), dans l'*Antennaria*, et Overton (04), dans le *Thalictrum*, avaient déjà observé des phénomènes analogues à ceux qui se passent dans l'*Alchemilla* et l'*Elatotesma acuminatum*.

Arrivé au terme de ce long mémoire, nous ne nous flattons pas de réussir à convaincre de notre interprétation tous ceux qui voudront bien nous lire. Si notre travail peut provoquer de nouvelles recherches sur le problème de la réduction, vraiment passionnant, quoi qu'en disent quelques rares auteurs, — s'il réussit à appeler l'attention sur les stades que nous tenons pour critiques, si, enfin, il peut servir de guide à de nouveaux chercheurs, nous serons déjà récompensé du labeur très dur qu'il

nous a coûté. Nous osons cependant espérer davantage : nous voudrions que, si l'on rejette nos conclusions, on retire du moins, de l'examen que nous avons fait des diverses opinions, la conviction qu'il y a moyen encore d'arriver à l'unité d'interprétation.

P. S. Nous recevons, au moment de donner le bon à tirer, deux mémoires sur la réduction, l'un de Hæcker (10), l'autre de Lepeschkin (10). Ils appelleraient plusieurs remarques. Nous regrettons de n'avoir plus le temps de les examiner en détail. — Nous ne nous sommes pas non plus arrêté à la note préliminaire de Maige (09), qui ne contient pas de figures.

BIBLIOGRAPHIE.

La présente liste contient seulement les publications que nous avons examinées dans ce mémoire. Nous ne mentionnons plus ici de nombreux travaux que nous avons discutés dans notre mémoire de 1905 et auxquels nous n'avons plus jugé utile de nous arrêter; nous omettons aussi d'assez nombreuses publications qui, bien que s'occupant de la maturation, ne touchent cependant qu'en ordre accessoire la question de la réduction. Quelques erreurs se sont glissées dans l'indication des dates, au cours de notre mémoire. Le lecteur les rectifiera aisément.

I. Sporogénèse végétale.

1904 *Allen, C. E.* : Chromosome reduction in Lilium canadense; Bot. Gaz., XXXVII.

1905 » : Nuclear division in the Pollen mother-cells of Lilium canadense; Annals of Botany, XIX.

1905 » : Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense; Jahrb. f. wiss. Bot.

1905 » : Die Keimung der Zygote bei Coleochæte; Ber. d. D. Bot. Ges., XXIII.

1899 *Atkinson, G. F.* : Studies on reduction in plants; Bot. Gaz., XXVIII.

1894 *Belajeff, W.* : Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen; Flora.

1898 » : Ueber die Reductionsteilung des Pflanzenkerns; Ber. d. D. Bot. Ges., XVI.

1904 *Berghs, J.* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium (speciosum)*; La Cellule, XXI.

1904 *Berghs, J.* : Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*; La Cellule, XXI.

1905 » : La microsporogénèse de *Convallaria maialis;* La Cellule, XXII.

1905 » : La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum* et *Helleborus fœtidus;* La Cellule, XXII.

1906 *Cardiff, I. D.* : A Study of Synapsis and Reduction; Bull. Torrey Bot. Club, XXXIII.

1909 *Darling, C. A.* : Sex in diœcious plants; Bull. Torrey Bot. Club, XXXVI.

1899 *Davis, Br. M.* : The spore mother cell of Anthoceros; Bot. Gaz., XXVIII.

1909 » : Pollen Development of Œnothera grandiflora; Ann. of Bot., XXIII.

1895 *Dixon, H.* : On the chromosomes of Lilium longiflorum; Proc. of the Roy. Irish Academy.

1901 » : On the first mitosis of the spore mother cells of Lilium; Notes from the Botanical Laboratory of Trinity College, Dublin.

1902 *Ernst, A.* : Chromosomenreduktion, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum, Salisb.; Flora, XCI.

1895 *Farmer, J. B.* : On the division of the chromosomes in the first Mitosis in the Pollen mother cell of Lilium; Journ. of the Roy. Micr. Soc.

1903 *Farmer, J. B., and Moore* : New investigations into the reduction phenomena of animals and plants; Proc. Roy. Soc., LXXII.

1905 » » : On the maiotic Phase (Reduction Division) in animals and plants; Quart. Journ. micr. Science, XLVIII.

1905 *Farmer, J. B., and Shove* : On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of Tradescantia virginica; Quart. Journ. Mic. Sc., XLVIII.

1907 *Farmer, J. B., and Digby* : Studies in Apospory and Apogamy in Ferns; Ann. of Bot., XXI.

1910 » » : On the Cytological Features exhibited by certain varietal and hybrid Ferns; Ann. of Bot., XXIV.

1908 *Gates, R. R.* : A study of Reduction in Œnothera rubrinervis; Bot. Gaz., XLVI.

1909 » : The Behavior of Chromosomes in Œnothera lata × O. gigas; Bot. Gaz., XLVIII.

1909 *Geerts* : Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von Œnothera Lamarckiana; Rec. Trav. Bot. Néerl., V.

1899 *Grégoire, V.* : Les cinèses polliniques dans les Liliacées; La Cellule, XVI.

1903 *Grégoire, V., et Wygaerts, A.* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I; La Cellule, XXI.

1904 *Grégoire, V.* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, XXI.

1905 » : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes; La Cellule, XXII.

1906 » : La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*); La Cellule, XXIII.

1907 » : La formation des gemini hétérotypiques dans les Végétaux; La Cellule, XXIV.

1907 » : Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, réduction, structure; Ann. Soc. Roy. Zool. et Malac. de Belg., XLII.

1908 » : Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? ; La Cellule, XXV.

1904 *Gregory, R. P.* : Spore formation in Leptosporangiate Ferns; Ann. of Bot., LXXI.

1899 *Guignard, L.* : Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*; Arch. d'Anat. micr., II.

1909 *Hyde, E.* : The reduction division in the Anthers of Hyacinthus orientalis; Ohio Nat., IX.

1900 *Juel, H. O.* : Beiträge zur Kenntniss der Tetradenteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XXXV.

1900 » : Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria; Kungl. Svensk. Vetensk. Ak. Hand., XXXIII.

1905 » : Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und an-

deren Cichorieen; Kungl. Svensk Vetensk.-Akad. Handl., XXXIX.

1907 *Juel, H. O.* : Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata; Nova Acta reg. Soc. scient. Upsaliensis, ser. IV, I.

1901 *Koernicke, M.* : Studien am Embryosack-Mutterzellen; Sitzb. d. Niederrh. Ges.

1906 *Lagerberg, T.* : Ueber die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von Adoxa moschatellina; Botan. Stud. Kjellman, Uppsala.

1909 » : Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L.; Kung. Sv. Vet. Akad. Handl., XLIV.

1908 *Lewis, Is.* : The Behaviour of the Chromosomes in Pinus and Thuya; Ann. of Bot., XXII.

1907 *Lubimenko et Maige* : Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées; Revue générale de Bot., XXI.

1909 *Lundegardh, H.* : Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen; Svensk. Bot. Tidskr., III.

1909 *Maige, A.* : Sur la formation des chromosomes hétérotypiques chez l'*Asphodelus microcarpus*; C. R. Ac. Sc., CXLIX.

1904 *Martins Mano, T.* : Nucléoles et chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum* et de *Phaseolus*; La Cellule, XXI.

1909 » : La microsporogénèse dans le *Funkia ovata*; Brotéria, sér. Bot., VIII.

1905 *Mijake, K.* : Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII.

1905 *Moore, Andrew C.* : The mitoses in the spore mother cells of Pallavicinia; Bot. Gaz., XXXVI.

1897 *Mottier, D. M.* : Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen; Jahrb. wiss. Bot., XXX.

1897 » : Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes etc.; Jahrb wiss. Bot., XXXI.

1903 » : The behavior of the chromosomes in the spore

mother cells of higher Plants and the homology of the Pollen and Embryosac-mothercells; Bot. Gaz., XXXV.

1905 *Mottier, D. M.* : The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells; Bot. Gaz., XL.

1907 » : The Development of the Heterotypic Chromosomes in Pollen Mother-cells; Ann. Bot., XXI.

1909 » : On the Prophases of the heterotypic Mitosis in the Embryo-sac Mother-cell of Lilium; Ann. Bot., XXIII.

1909 *Müller, Cl.* : Ueber karyokinetische Bilder in der Wurzelspitzen von Yucca; Jahrb. wiss. Bot., XLVII.

1904 *Němec, B.* : Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung; Jahrb. f wiss. Bot., XXXIX.

1910 *Nichols, G.* : A Morphological Study of Juniperus communis; Beih. z. Bot. Centralbl., XXV.

1907 *Norén, C. O* : Zur Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis; Uppsala Univ. Arss. Mat. Nat., I.

1904 *Overton, J. B.* : Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens; Ber. deut. Bot. Ges., XXII.

1905 » : Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen; Jahrb. wiss. Bot., XLII.

1909 » : On the organization of the Nuclei in the Pollen Mother-cells of certain Plants, with especial Reference to the Permanence of the chromosomes; Ann. of Bot., XXIII.

1907 *Pace, L.* : Fertilization in Cypripedium; Bot. Gazette, XLIV.

1905 *Rosenberg, O.* : Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen; Botaniska Notiser, Häftet IA

1907 » : Zur Kenntnis der præsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung; Sv. Bot. Tids., I.

1907 » : Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium; Bot. Tids., XXVIII.

1909 » : Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen; Sv. Bot. Tids., III.

1909 » : Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia; Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Hand., XLIV.

1896 *Sargant, E.* : The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. I. Oogenesis; Ann. of Bot., X.

1897 » : The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. II. Spermatogenesis; Ann. of Bot., XI.

1897 *Schaffner, J. H.* : The division of the macrospore nucleus in Lilium; Bot. Gaz., XXIII.

1901 » : A contribution to the Life-history and Cytology of Erythronium; Bot. Gaz., XXXI.

1905 » : The Nature of the Reduction Division and related Phenomena; Ohio Nat., V.

1906 » : Chromosome Reduction in the Microsporocytes of Lilium tigrinum; Bot. Gaz., XLI.

1907 » : Synapsis and Synizesis; Ohio Nat., VII.

1909 » : The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica; Bot. Gaz., XLVII.

1909 *Shibata and Miyake* : Ueber Parthenogenesis bei Houttuynia cordata; Botanical Magazine, XXII.

1901 *Schniewind-Thies (von)* : Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen; Jena.

1895 *Strasburger, E* : Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wiss. Bot., XXVIII.

1897 » : Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XXX.

1898 *Strasburger, E., und Mottier, D. M.* : Ueber den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen; Ber. d. D. Bot. Ges., XV.

1900 *Strasburger, E.* : Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen etc.; Jena.

1904 » : Ueber Reduktionsteilung; Sitzungsber. Kœnigl. Preuss. Akad. Wiss., XVIII.

1904 » : Die Apogamie der Eualchemillen; Jahrb. f. wiss. Bot., XLI.

1905 » : Typische und allotypische Kernteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII.

1905 » : Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung; Jena, Gustav Fischer.

1907 » : Apogamie bei Marsilia; Flora, XCVII.

1907 » : Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage; Jahrb. f. wiss. Bot., XLIV.

1908 *Strasburger, E* : Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung; Jahrb. wiss. Bot., XLV.

1909 » : Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung; Jena, GUSTAV FISCHER.

1910 » : Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen; Jahrb. f. wiss. Bot., XLVII.

1908 *Sykes, M. G.* : Nuclear division in Funkia; Arch. f. Zellforsch., I.

1908 » : Note on the number of the somatic chromosomes in Funkia; Arch. Zellforsch., I.

1906 *Tischler, G.* : Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden; Jahrb. wiss. Bot., XLII.

1907 *Van Leeuwen-Reijnvaan* : Ueber eine zweifache Reduktion bei einigen *Polytrichum*-Arten; Rec. des Trav. Bot. Néerl., IV.

1908 » : Ueber die Spermatogenese der Moose; Ber. d. deutsch. Bot. Ges., XXVI.

1904 *Williams, J. L.* : Studies in the Dictyotaceæ. I. The Cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore; Ann. of Bot., LXIX.

1909 *Wilson, M.* : On Spore Formation and Nuclear Division in Mnium hornum; Ann. of Bot., XXIII.

1910 » : Preliminary note on the spermatogenesis of Mnium hornum; Ann. of Bot., XXIV.

1908 *Winkler, H.* : Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche; Progressus Rei Botanicæ, II.

1906 *Yamanouchi, S* : The Life-History of Polysiphonia; Bot. Gaz., XLII.

1908 » : Sporogenesis in Nephrodium; Bot. Gaz., XLV.

1909 » : Mitosis in Fucus; Bot. Gaz., XLVII.

1910 » : Chromosomes in Osmunda; Bot. Gaz., XLIX.

II. Spermatogénèse et ovogénèse animales.

1908 *Arnold, G.* : The Nucleolus and Microchromosomes in the Spermatogenesis of Hydrophilus piceus (LINN.); Arch. Zellforsch., II.

1909 » : The prophase in the Ovogenesis and the Spermatogenesis of Planaria lactea O. F. M. (Dendrocœlum lacteum Œrst.); Arch. Zellforsch., III.

1909 *Baehr, W. (von)* : Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti ; Arch. f. Zellforsch., III.
1907 *Bigelow, H. B.* : Studies on the nuclear cycle of Gonionemus Murbachii A. G. Mayer; Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll., XLVIII.
1905 *Blackman, B. M. W.* : The spermatogenesis of Scolopendra heros; Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll., XLVIII.
1905 *Bonnevie, K.* : Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni; Anat. Anzeiger, XXVI.
1906 » : Untersuchungen über Keimzellen : I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni; Jenaische Zeitschrift, XLI.
1907 » : « Heterotypical » Mitosis in Nereis limbata (Ehlers); Biol. Bull., XIII.
1908[1] » : Chromosomenstudien. I ; Arch. Zellforsch., I.
1908[2] » : Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter nach Untersuchungen an Nereis limbata Ehlers, Thalassema mellita Conn. und Cerebratulus lacteus Hubr.; Arch. Zellforsch., II.
1908 *Boring, A.* : A study of the Spermatogenesis of twenty-two Species of Membracidæ, Tassidæ, etc.; Journ. of Exp. Zool., IV.
1894 *Born, G.* : Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton tæniatus; Arch. f. mikr. Anat., XLIII.
1887 *Boveri, Th.* : Zellenstudien. I ; Jena.
1888 » : Zellenstudien. II ; Jena.
1890 » : Zellenstudien. III ; Jena.
1904 » : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns ; Jena.
1907 » : Zellen-Studien. VI.
1892 *Brauer, A.* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat., XLII.
1907 *Braun, H.* : Ueber die specifischen Chromosomenzahlen in der Gattung Cyclops; Zool. Anz., XXXII.
1909 » : Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops; Arch. Zellforsch., III.
1901 *Bryce, Th. H.* : Maturation of the Ovum in Echinus esculentus ; Quart. Journ. of micr. Science, XXIV.

1902 *Bryce, Th. H.* : The heterotypical division in the maturation phases of the sexual cells ; Rep. LXXI. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc.

1909 *Buchner, P.* : Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion ; Arch. Zellforsch., III.

1910 » : Keimbahn und Ovogenese von Sagitta; Anat. Anz., XXXV.

1897-1900 *Carnoy et Lebrun* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens ; La Cellule, XII, XIV, XVI et XVII.

1906 *Cerruti, A.* : Sull' evoluzione dell' uovo ovarico nei Selacii; Atti della R. Acad. Sc. Napoli, XIII.

1908 *Davis, H. S.* : Spermatogenesis in Acrididæ and Locustidæ ; Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., LIII.

1909 *Debaisieux, P.* : Le début de l'ovogénèse dans le *Dytiscus marginalis*; La Cellule, XXV.

1907 *Della Valle, P.* : Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscenza delle tetradi; Atti d. R. Accad. Sc. fis. e mat. d. Napoli, XIII.

1909 » : L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi ; Archiv. zoologico, IV.

1908 *Deton, W.* : L'« étape synaptique » dans le *Thysanozoon Brocchii* ; La Cellule, XXV.

1905 *D'Hollander, F* : Recherches sur l'oogénèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les Oiseaux; Arch. d'Anat. micr., VII.

1910 *Dingler, M.* : Ueber die Spermatogenese des Dicrocœlium lanceatum ; Arch. f. Zellforsch., IV.

1906 *Doncaster, L.* : The Spermatogenesis of the hive bee (Apis mellifica) ; Anat. Anz., XXIX.

1905 *Downing. E. R.* : The Spermatogenesis of Hydra ; Zool. Jahrb., XXI.

1908 » : The Ovogenesis of Hydra fusca. A preliminary Paper ; Biol. Bull., XV.

1909 » : The ovogenesis of Hydra ; Zool. Jahrb., XXVIII.

1905 *Dublin, L.* : The history of the Germ cells in Pedicellina americana ; Ann. of t. New-York Ac. of Sc., XVI.

1908 *Duesberg, J.* : La spermatogénèse chez le rat (*Mus decumanus*

PALL., variété albinos); Leipzig, W. ENGELMAN et Arch. f. Zellforsch., I.

1909 *Duesberg, J.* : Note complémentaire sur la spermatogénèse du rat; Arch. Zellforsch., III.

1900 *Eisen, G.* : The spermatogenesis of Batrachoseps; Journ. Morph., XVII.

1903-05 *Farmer, J. B., and Moore, J. E. S.* : Voir la section « Sporogénèse végétale ».

1905 *Fick, R.* : Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung; Arch. f. Anat. und Physiol.

1907 » : Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln; Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch., XVI.

1908 » : Zur Konjugation der Chromosomen; Arch. Zellforsch., I.

1887 *Flemming, W.* : Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle; Arch. f. mikr. Anat., XXIX.

1905 *Foot, K., and Strobell, E. C* : Prophases and metaphase of the first maturation spindle of Allolobophora fœtida; Am. Journ. Anat., IV.

1907 » : A Study of Chromosomes in the Spermatogenesis of Anasa tristis; Amer. Journ. Anat., VII.

1909 » : The nucleoli in the spermatocytes and germinal vesicles of Euschistus variolarius; Biol. Bull., XVI.

1909 *Fries, W.* : Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina; Arch. f. Zellforsch., IV.

1909 *Gérard, P.* : Recherches sur la réduction karyogamique dans la spermatogénèse de ***Stenobothrus biguttulus*** (L.); Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles, nº 1.

1908 » : Recherches sur la spermatogénèse chez ***Stenobothrus biguttulus***, LINN.; Arch. Biol., XXIV.

1906 *Gerould, J.* : The development of Phascolosoma; Zool. Jahrb., XXIII.

1901 *Giardina, A.* : Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus; Intern. Monatschr. Anat. und Phys., XVIII.

1902 » : Sui primi stadii dell' oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi; Anat. Anz., XXI.

1905 *Goldschmidt, R.* : Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. ; Zool. Jahrb., XXI.

1908 » : Ueber das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocœlium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum) ; Arch. Zellforsch., I.

1908 » : Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen ? ; Arch. f. Zellforsch., I.

1908 » : Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduction ; Arch. Zellforsch., II.

1904 *Grégoire, V.* : Les cinèses de maturation etc. (voir plus haut).

1905 » : Les résultats acquis etc. (voir plus haut).

1906 *Grégoire et Deton* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis ; La Cellule, XXIII.

1907 *Grégoire, V.* : Les fondements cytologiques etc. (v. plus haut).

1908 » : Les phénomènes de l'étape synaptique etc. (v. plus haut).

1909 » : La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le « *Primärtypus* » ; La Cellule, XXV.

1906 *Griggs* : A Reduction Division in Ascaris ; Ohio Naturalist.

1899 *Griffin, B. B.* : Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphæa ; Journ. of Morph., XV.

1904 *Gross, J.* : Die Spermatogenese von Syromastes marginatus ; Zool. Jahrb., XX.

1906 » : Die Spermatogenese von Pyrrochoris apterus ; Zool. Jahrb., XXIII.

1895 *Hæcker, V.* : Die Vorstadien der Eireifung ; Arch f. mikr. Anat., XLV.

1895 » : Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops brevicornis ; Arch. f. mikr. Anat., XLVI.

1897 » : Weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgänge der Tiere und Pflanzen ; Biol. Centralbl., XVII.

1898 » : Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen ; Verh. d. Zool. Ges., VIII.

1899 » : Die Reifungserscheinungen ; Ergebn. Anat. u. Entw. Gesch., VIII.

1900 *Hæcker, V.* : Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge; An. Anz., XVII.

1902 » : Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., XXXVII.

1904 » : Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat; Weismannsche Festschrift.

1907 » : Die Chromosomen als angenommene Vererbungstræger; Ergebn. Fortschr. Zool., I.

1908 » : Ueber die Vierergruppen der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen; Verh. D. zool. Ges.

1909 » : Ueber die Chromosomenbildung der Aulacanthiden. Zur Kritik der Hypothese von der Parallelconjugation; Zool. Anz., XXXIV.

1910 » : Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung; Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, III.

1907 *Henderson, D* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis; Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXXVII.

1891 *Henking, H.* : Ueber Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L.; Zeitschr. f. wiss. Zool., LI.

1898 *Hertwig, R.* : Ueber neue Probleme der Zellenlehre; Arch. f. Zellforsch., I.

1901 *Holmgren, Nils* : Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Silpha carinata; Anat. Anz., XXII.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, XIX.

1903 *Janssens et Dumez* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pletodon cinereus*; La Cellule, XX.

1904 *Janssens et Elrington* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation dans l'œuf de l'*Aplysia punctata*; La Cellule, XXI.

1904 *Janssens, F. A.* : Das chromatische Element während der Entwicklung des Ovocytes des Triton; Anat. Anz., XXIV.

1905 » : L'évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*; La Cellule, XXI.

1908 *Janssens, F. A., et Willems, J.* : Spermatogénèse dans les Batraciens. IV. La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans;* La Cellule, XXV.

1909 *Janssens, F. A.* : La théorie de la Chiasmatypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation; La Cellule, XXV.

1908 *Jordan, H. G.* : The accessory Chromosome in Apoplus Mayeri; Anat. Anz., XXXII.

1908 *Jörgensen, M.* : Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis; Arch. f. Zellforsch., I.

1910 » : Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen); Arch. f. Zellforsch., IV.

1907 *King, H. D* : The spermatogenesis of Bufo lentiginosus; Amer. Journ. Anat., VII.

1908 » The Oogenesis of Bufo lentiginosus; Journ. Morph., XIX.

1902 *Kingsbury, B. F.* : The spermatogenesis of Desmognathus fusca; Amer. Journ. of Anat., I.

1909 *Kleinert, M.* : Die Spermatogenese von Helix (Tachea) nemoralis et hortensis; Jenaische Zeits f. Naturw., XLV.

1895 *Korschelt, E.* : Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis; Zeitschr. f. wiss. Zool., LX.

1903 *Korschelt und Heider* : Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

1908 *Kuehn, A.* : Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer; Arch. Zellforsch., I.

1907 *Lams, H.* : Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens; Arch. d'Anat. mic., IX.

1910 » Recherches sur l'œuf d'*Arion Empiricorum;* Mém. publiés par la Cl. des Sc. de l'Acad. Roy. de Belg.

1902 *Lebrun, H* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. Les cinèses sexuelles des Anoures; La Cellule, XIX.

1902 » : Les cinèses sexuelles chez *Diemyctilus torosus*; La Cellule, XX.

1897 *Lee, A. (Bolles)* : Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia;* La Cellule, XIII.

1908 *Lefebvre et Mac Gill* : The Chromosomes of Anasa tristis and Anax Junius; Amer. Journ. of Anat., XII.

1910 *Lepeschkin, W. D.* : Ueber einen neuen Vertreter des Wurmtypus mit 4 Chromosomen (Vortex viridis); Biologische Zeitschrift, I.

1902 *Lerat, P.* : La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus;* Anat. Anz., XXI.

1905 » : Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus;* La Cellule, t. XXII.

1905 *Levi, G.* : Sulla differenziazione del gonocita e dell' ovocita degli Anfibî con speciale riguardo alle modificazioni della vescicola germinativa; Arch. Ital. d'Anat. e Embr., IV.

1906 *Loyez, M.* : Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant; Arch. d'Anat. micr., VIII.

1900 *Mc. Clung, C. E.* : The spermatocyte divisions of the Acrididæ; Bull. Univ. Kansas.

1902 » : The spermatocyte divisions of the Locustidæ; Bull. Univ. Kansas.

1905 » : The Chromosome Complex of Orthopteran Spermatocytes; Biol. Bull., IX.

1908 » : The spermatogenesis of Xiphidium fasciatum; Kansas Univ. Sc. Bull., IV.

1906 *Marcus, H.* : Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris Mystax); Arch. f. mikr. Anat., LXVIII.

1908 » : Beiträge zur Kenntniss der Gymnophionen; Arch. f. mikr. Anat., LXXI.

1904 *Maréchal, J.* : Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Kleimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz., XXV.

1905 » : Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei (mit einem Zusatz über das Ovarialei von *Amphioxus lanceolatus* und *Ciona intestinalis);* Anat. Anz., XXVI.

1907 » : Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. Premier mémoire : Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovo-

cyte I chez les sélaciens, les téléostéens, les tuniciers et l'*Amphioxus;* La Cellule, XXIV.

1909 *Maréchal, J., et De Saedeleer, A.* : Le premier développement de l'ovocyte I chez les Rajides; La Cellule, XXVI.

1909 *Matscheck, H.* : Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden; Zool. Anz., XXXIV.

1904 *Mattiesen* : Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocœlen; Zeitschr. f. wiss. Zoolog., LXXVII.

1899 *Mc. Gregor, J. H.* : The spermatogenesis of Amphiuma; Journ. Morphol., XV. suppl.

1896 *Meves, F.* : Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa; Arch. f. mikr. Anat., XLVIII.

1902 » : Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung an Paludina und Pygæra; Arch. f. mikr. Anat., LXI.

1907 » : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene *(Apis mellifica)* nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion; Arch. f. mikr. Anat., LXX.

1908 » : Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! ; Arch. f. Zellforsch., I.

1898 *Montgomery, Th. H.* : The spermatogenesis up to the formation of the spermatid; Zool. Jahrb., XII.

1900 » : The spermatogenesis of Peripatus Balfouri up to the formation of the spermatid; Zool. Jahrb., XIV.

1901 » : A study of the chromosomes of the germcells of Metazoa; Trans. Amer. Philos. Soc., XX.

1902 » : Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera; Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.

1903 » : The heterotypic Maturation mitosis in Amphibia and its general significance ; Biol. Bull., IV.

1904 » : Some observations and considerations upon the Maturation phenomena of the germ-cells; Biol. Bull., VI.

1905 » : The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon chromosome-reduction and the heterochromosomes; Proc. of the Acad. of Sciences, Philadelphia

1906 » : Chromosomes in the Spermatogenesis of the

Hemiptera Heteroptera; Trans. Amer. Philos. Soc., XXI.

1896 *Moore, J. E. S.* : On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of the Elasmobranchs; Quart. Journ. micr. Sc., XXXVIII.

1906 *Moore, J. E. S., and Embleton, A. L.* : On the Synapsis in Amphibia; Proc. Roy. Soc., LXXVII.

1906 *Moore, J. E., and Walker* : The maiotic Process in Mammalia; Thomson Yates Reports.

1908 *Moroff, Th.* : Oogenetische Studien. I. Copepoden; Arch. f. Zellforsch., II.

1909 *Morse, M.* : The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches; Arch. Zellforsch., III.

1903 *Nekrassoff* : Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cymbulia Peronii; Anat. Anz., XXIV.

1909 » : Analyse der Reifungs- und Befruchtungsprozesse des Eies von Cymbulia Peronii nebst einigen Bemerkungen über die Entstehung der Strahlung neben den Kernen und über die Kopulationsbahn der Vorkerne; Arch. mikrosk. Anat., LXXIII.

1906 *Nowlin, N.* : A study of the spermatogenesis of Coptocycla aurichalcea etc.; Journ. of exp. Zool., III.

1908 » : The Chromosome Complex of Melanoplus bivittatus; Kansas Univ. Science Bull., IV.

1908 *Oettinger, R.* : Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreife und Samenbildung von Pachyiulus varius Fabr.; Zool. Anz., XXXIII.

1909 » : Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius Fabr.; Arch. Zellf., III.

1907 *Otte, H.* : Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima; Zool. Jahrb., XXIV.

1906 *Pantel et de Sinéty* : Les cellules de la lignée mâle chez le *Notonecta glauca*; La Cellule, XXIII.

1899 *Paulmier, F. C.* : The spermatogenesis of Anasa tristis; Journ. Morphol., XV, suppl.

1908 *Pinney, E.* : Organisation of the Chromosomes in Phrynotettix magnus; Kansas Univ. Sc. Bull., IV.

1907 *Popoff, M.* : Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix; Arch. f. mikr Anat., LXX.

1907 *Popoff, M.* : Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen; Arch. f. Protistenk., I. Suppl.

1908 » : Ueber das Vorhandensein von Tetraden-Chromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara; Biol. Centralbl., XXVIII.

1906 *Prandtl* : Die Konjugation von Didinium nasutum; Arch. f. Protistenk., VII.

1892 *Rath, O. (vom)* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg.; Arch. f. mikr. Anat., XL.

1895 » : Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction der Samen- und Eireife; Arch. f. mikr. Anat., XLVI.

1910 *Regaud, Cl.* : Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères (suite); Arch. d'Anat. micr., XI.

1908 *Robertson, W. R. B.* : The Chromosome Complex of Syrbula admirabilis; Kansas Univ. Sc. Bull., IV.

1893 *Rueckert, J.* : Zur Eireifung bei Copepoden; Anat. Hefte, IV.

1894 » : Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen; Ergebn. Anat. und Entw.-Gesch., III.

1897 *Sabaschnikoff, M.* : Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction in der Ovogenese von Ascaris megalocephala; Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.

1907 *Schäfer, Fr.* : Spermatogenese von Dytiscus; Zool. Jahrb., XXIII.

1908 *Schiller, I.* : Ueber künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyclops; Zool. Anz., XXXII.

1909 » : Ueber künstliche Erzeugung « primitiver » Kernteilungsformen bei Cyclops; Arch. Entw.-Mech. d. Org., XXVII.

1906 *Schleip, W.* : Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala; Zool. Jahrb., XXIII.

1907 » : Die Samenreifung bei Planarien; Zool. Jahrb., XXIV.

1908 » : Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden; Arch. f. Zellforsch., II.

1909 » : Die Reifung des Eies von Rhodites rosæ L. und einige allgemeine Bemerkungen über die

Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung; Zool. Anz., XXXV.

1902 *Schockaert, R.* : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*, IIe partie; La Cellule, XX.

1901 *Schoenfeld* : La spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général; Arch. de Biolog., XVIII.

1909 *Schoonjans, H.* : Étude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez *Ascaris megalocephala bivalens;* Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles, I.

1904 *Schreiner, A., und Schreiner, K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduction; Anat. Anz., XXIV.

1905 » : Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa; Archives de Biologie, XXI.

1906 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis; Arch. Biol., XXII.

1906 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Laur.), Spinax niger (Bonap.) und Myxine glutinosa (L.); Arch. Biol , XXII.

1906 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophryotrocha puerilis.; Anat. Anz., XXIX.

1907 » : Neue Studien etc. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos Œstergreni Bonn.; Vid.-Selsk. Skr.

1908 » : Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? ; Vidensk.-Selsk. Skrift.

1908 » : Neue Studien etc. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus; Vidensk.-Selsk. Skrift.

1898 *Silvestri* : Ricerche sulla fecondazione di un animale a spermatozoidi immobili; Ric. Lab. Anat. normale di Roma, VI.

1901 *Sinéty, R. (de)* : Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes; La Cellule, XIX.

1903 *Skrobansky* : Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetieren; Arch. f. mikr. Anat., LXII.
1904 *Smallwood, W. M.* : The maturation, fertilization and early cleavage of Haminea solitaria; Bull. of the Museum of compar. Anat. Harv. Coll., XLV.
1908 *Sonnenbrodt* : Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes; Arch. f. mikr. Anat., LXXII.
1903 *Stevens, N. M.* : The ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata; Zool. Jahrb., XVIII.
1904 » : Further studies on the ovogenesis of Sagitta; Zool. Jahrb., XXI.
1905 » : Studies in Spermatogenesis. I.; Carnegie Institution.
1906 » : Studies in Spermatogenesis. II.; Carnegie Institution.
1908 » : A study of the germ-cells of certain Diptera, etc.; Journ. of exp. Zool., III.
1908 » : The Chromosomes of Diabrotica, etc.; Journ. of exp. Zool., IV.
1908 » : Further Studies in the Chromosomes of the Coleoptera; Journ. of exp. Zool., VI.
1905 *Struckmann, Chr.* : Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria; Zool. Jahrb., XXII.
1902 *Sutton, W. S.* : On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna; Biol. Bull., IV.
1904 *Tretjakoff, D.* : Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat., LXV.
1904 » : Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat., LXV.
1906 *Trinci, G.* : Studii sull' oocite dei celenterati durante il periodo di crescita; Arch. Ital. di Anat. e Embr., V.
1908 » : L'evoluzione storica del problema della reduzione cromatica in rapporto all' attuale ipotesi dell' esistenza d'un tipo unico e fondamentale di maturazione nei due regni; Arch. Anat. e Embr., VII.
1908 » : L'evoluzione dell' elemento cromatico nell' oogenesi dei Sauri durante il primo periodo postgoniale; Mem. R. Acc. Sc. Bologna.
1908 » : Sulle questioni concernenti le differenze mor-

fologiche dei cromosomi d'uno stesso nucleo. Osservazioni nei Vertebrati; Mon. Zool. Ital., XIX.

1907 *Van Mollé, J.* : Les spermatocytes dans l'Écureuil; La Cellule, XXIV.

1907 *Wassilieff, A.* : Die Spermatogenese von Blatta germanica; Arch. f. mikr. Anat., LXX.

1897-98 *Van der Stricht, O.* : La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon*; Arch. Biol., XV.

1903 *Vejdowsky, Fr., et Mrazek* : Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung nach den Untersuchungen an Rhynchelmis-Ei; Arch. für mikr. Anat., LXII.

1907 *Vejdowsky, Fr.* : Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung; Kgl. böhm. Gesells. der Wissenschaften in Prag.

1907 *Wilke, G.* : Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris; Jenaische Zeitschr., XLII.

1905 *Wilson, E.* : Studies on chromosomes. I; Journ. of exp. Zool., I.

1905 » : Studies on chromosomes. II; Journ. of exp. Zool., I.

1906 » : Studies on chromosomes. III; Journ. of exp. Zool., III.

1909 » : Studies on chromosomes. IV; Journ. of exp. Zool., VI.

1900 *Winiwarter, H. (von)* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme); Arch. d. Biol., XVII.

1909 *Winiwarter (von) et Sainmont* : Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (chat). Chap. IV; Arch. de Biol., XXIV.

1898 *Woltereck, R.* : Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies; Zeitschr. f. wiss. Zool., LXIV.

1907 *Zweiger* : Die Spermatogenese von Forficula auricularia; Jen. Zeitschr., XLII.

TABLE DES MATIÈRES.

PREMIÈRE SECTION.

ÉTAT DE LA QUESTION. OPINIONS EN PRÉSENCE.

CHAPITRE I.

NOTIONS PRÉLIMINAIRES.

CHAPITRE II.

CLASSEMENT DES OPINIONS.

SECONDE SECTION

DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Chapitre I

LA SECONDE PÉRIODE. LE SCHÉMA HÉTÉROHOMÉOTYPIQUE.

Chapitre II.

FORMATION DES « CHROMOSOMES » DIACINÉTIQUES. ABSENCE DE REPLIEMENT ET DE MÉTASYNDÈSE.

Chapitre III.

LES STADES PRÉSPIRÉMATIQUES. FORMATION DES ANSES PACHYTÈNES. ZYGOTÉNIE, PARASYNDÈSE.

Chapitre IV.

NATURE DU DÉDOUBLEMENT LONGITUDINAL. ZYGOTÉNIE PSEUDORÉDUCTIONNELLE.

Chapitre V.

GÉNÉRALISATION DE L'INTERPRÉTATION ZYGOTÉNIQUE.

Chapitre VI.

SPÉCIFICITÉ DES CINÈSES DE MATURATION. NOMENCLATURE.

Chapitre VII.

EXAMEN DE QUELQUES OBJECTIONS GÉNÉRALES

APPENDICE.

LES TRAVAUX RÉCENTS SUR LA RÉDUCTION.

La manchette dans le spermatozoïde

DES MAMMIFÈRES

PAR

J. VAN MOLLÉ.

(Mémoire déposé le 6 mars 1910.)

La manchette dans le spermatozoïde des mammifères

Sciurus vulgaris Linn. — *Talpa Europea* Linn.
Cavia cobaya Pall. — *Mus rattus* Linn.

INTRODUCTION.

Dans notre mémoire sur le testicule de l'écureuil (*Sciurus vulgaris* Linn.) paru en 1905 dans cette revue, nous avons signalé et décrit quelques aspects nouveaux de la spermie en voie de développement et nous avons donné de l'ensemble de l'évolution du spermatozoïde chez cet animal un exposé différent et plus complet que celui généralement admis jusqu'alors pour les mammifères.

La partie la plus originale de ce travail a trait au développement de la manchette et des centrioles.

L'histoire de ces deux formations a de multiples points de contact et mène à la constitution dans le spermatozoïde achevé de la pièce intermédiaire.

Il nous reste à voir si les données nouvelles obtenues par l'étude du testicule dans l'écureuil s'étendent aussi aux autres mammifères.

Ces recherches s'imposent d'autant plus que des mémoires nouveaux ont paru sur la matière. Deux d'entre eux nous intéressent particulièrement. Walker et Moore, en 1906, étudiant les cellules génitales du cobaye, avaient suivi leurs transformations jusqu'à leur étirement : nous aurons l'occasion d'y trouver une confirmation des aspects nouveaux que nous avions signalés dans l'écureuil. Un deuxième travail : *La spermatogénèse du rat*, par Duesberg (1907), refait soi-disant la spermiogénèse complète chez le rat. L'auteur s'y tient rigoureusement à l'interprétation que Meves

proposa à la suite de son travail sur le testicule de cobaye. Nous verrons s'il a pu apporter des arguments nouveaux pour la justifier et si ces arguments entament l'interprétation que nous avons mise en avant.

Nous comptons, dans le présent mémoire, reprendre les points principaux en litige, en discutant les faits et les interprétations, nous basant pour cela d'une part sur des observations antérieures, tant de Meves, de v. Korf de Duesberg, de Moore que de nous, et en apportant d'autre part des observations personnelles nouvelles que nous aurons l'occasion de décrire et d'utiliser au cours de l'exposé.

Le matériel pour ces observations a été fixé aux liquides de Bouin, de Carnoy et de Hermann suivis de la coloration à l'hématoxyline au fer, ainsi qu'au liquide de Flemming, suivi de la coloration de Benda, spécifique pour les mitochondres. Nous avons examiné le testicule de la taupe, celui du cobaye, objet des études de Meves, et celui du rat, objet considéré comme classique et qui fut celui de Duesberg.

Nous nous occuperons surtout de l'origine de la manchette; nous donnerons ensuite quelques observations sur la pièce intermédiaire et l'équerre. L'étude détaillée de ces dernières formations, ainsi que de la membrane spiraloïde sera reprise dans un mémoire spécial.

Chapitre I.

ORIGINE DE LA MANCHETTE.

§ 1. La question. Exposé critique.

Nous avons suffisamment donné l'état de cette question dans notre travail sur la spermiogénèse de l'écureuil. Deux opinions ont cours quant à cette origine. Meves décrit chez le cobaye une frange équatoriale, d'où proviendrait, par soudure latérale de ses éléments, une membrane simple, donc d'origine cytoplasmique. Meves est plus affirmatif que ne le fut Schoenfeld après lui ; sa description a continué à prévaloir. Schoenfeld, lui, croit avoir observé à la manchette, chez le taureau, des contours doubles.

Depuis lors, dans l'étude que nous avons faite de l'écureuil, nous avons pu établir, d'une façon indubitable, que la manchette est constituée d'une membrane double, comme Schoenfeld croyait l'avoir vu chez le taureau et l'avait indiqué dans une note préliminaire. Nous avons pu la voir naître par une hernie circulaire du noyau; cette hernie équatoriale, d'abord en

forme de bourrelet, est étirée avec le noyau lui-même au stade d'allongement de la spermie et finit par entourer les produits du centriole : le cou et la pièce intermédiaire. Vers la fin de l'évolution, l'insertion interne se retrouve à l'anneau de la pièce intermédiaire, l'insertion externe, de l'équateur du noyau, descend jusqu'à la base de la tête du spermatozoïde. Les aspects que nous avons décrits dans l'écureuil et figurés d'après nature dans les planches nous paraissent à ce point de vue concluants.

En 1906, Moore et Walker, étudiant la spermatogénèse du cobaye, ont retrouvé le stade caractéristique du bourrelet équatorial et l'ont figuré. Malheureusement ces auteurs ne s'intéressaient, dans ce travail, qu'au capuchon et à l'idiosome, ne s'occupant pas du développement ultérieur du noyau. Ils ont cru voir des rapports entre le capuchon et ce bourrelet. Une étude des stades plus avancés leur aurait montré la transformation de ce bourrelet en manchette. Nous pensons que, si l'attention de ces auteurs avait été plus particulièrement appelée sur ce bourrelet, ils auraient aperçu la séparation qui continue toujours à exister entre lui et le capuchon céphalique et qui apparaît sous la forme d'une fine membrane.

Nous pouvons donc considérer l'observation de Moore et de Walker comme une confirmation de nos observations personnelles.

Après eux, Duesberg publia en 1908 une étude sur la spermatogénèse du rat. Dans cette étude, l'auteur se prononce franchement en faveur de la théorie de Meves.

A propos de la spermiogénèse de l'écureuil, nous avons proposé une explication aux figures que Meves avait observées et sur lesquelles il se basait pour appuyer sa théorie de la corbeille filamenteuse ; nous croyions les figures de Meves fidèles et nous devions en conséquence en tenir compte. Les aspects sur lesquels nous étayons notre théorie étaient inconnus avant nous, ils ne sont nullement isolés, on peut les retrouver un peu partout dans les préparations et nous les avons reproduits aussi fidèlement que cela nous a été possible dans nos planches. Elles constituent une difficulté très grande contre la théorie de Meves-Duesberg et nous nous demandons si c'est peut-être à cause de cela que ce dernier auteur essaye de jeter la suspicion sur leur sincérité en les opposant aux figures de Meves qui sont « si nettes » et « dont la description est si précise ». Il nous semble que nos figures sont aussi nettes et notre description aussi précise que celles de Meves. Nous serions heureux d'avoir l'occasion de montrer nos préparations à ceux de nos bienveillants lecteurs qui voudraient se donner la peine de venir les examiner.

Peut-être Duesberg a-t-il des arguments, des faits nouveaux en faveur de la théorie de Meves qu'il défend avec tant de fermeté. « Pour ma part », dit-il, « je maintiens absolument ma description : il ne peut être question chez le rat d'une hernie de la membrane nucléaire et la manchette est certainement chez cette espèce une différentiation cytoplasmique. »

L'auteur nie donc d'abord la hernie; ce n'est évidemment là qu'une négation, pas même un argument négatif : nous reviendrons d'ailleurs sur la valeur objective de cette négation. L'auteur, outre cela, a une affirmation : La manchette est certainement chez cette espèce une différentiation cytoplasmique. Voyons donc cette description, que Duesberg maintient absolument, et qui lui permet une affirmation si catégorique. Nous la trouverons à la page 52 de son mémoire :

« Il n'est pas possible d'observer chez le rat sa formation (de la manchette) aux dépens de filaments, comme Meves l'a vu chez le cobaye. La manchette caudale se développe très rapidement; elle est incontestablement une différentiation cytoplasmique contrairement à une ancienne opinion récemment reprise par Schoenfeld et Van Mollé qui la font dériver du noyau. »

Nous ne trouvons pas d'autre passage développant ses propositions ou les démontrant. Comme preuve de l'origine cytoplasmique de la manchette, nous n'avons que l'affirmation de l'auteur. En fait d'observations, le texte dit : „il est impossible d'observer »; en fait de figures, nous n'en trouvons aucune. Nous nous demandons donc en vain pourquoi Duesberg récuse si violemment notre interprétation qui est basée, elle, sur des faits bien positifs et dûment constatés et appuyée de nombreuses figures.

L'auteur dit que la théorie que nous défendons n'est pas neuve, mais qu'elle était déjà admise généralement avant v. Lenhossek et Niessing. Nous ne songeons nullement à nier que l'opinion de l'origine nucléaire de la manchette soit ancienne et nous ne voyons pas comment cela peut lui constituer une tare; nous avons apporté en faveur de cette théorie des faits nouveaux et nous avons de plus décrit l'évolution complète de la manchette en partant de cette origine nucléaire. La théorie s'est ainsi précisée et se trouve maintenant largement appuyée sur des faits inconnus avant.

Mais il y a plus : pour qu'une théorie généralement admise doive être abandonnée, il faut qu'on allègue contre elle des observations bien certaines, bien interprétées et qui soient incompatibles avec elle.

Il nous semble que les faits allégués par les divers auteurs qui ont

écrit sur cette question ne doivent pas être considérés comme incompatibles avec notre théorie et peuvent même être interprétés dans son sens.

v. Lenhossek fut le premier qui émit des doutes sur l'origine nucléaire de la manchette. Le soulèvement de la membrane nucléaire ne s'observe pas, dit-il. Nous avons déjà vu comment les faits sont venus depuis infirmer cette négation.

Il lui semblait en outre que la démarcation entre la membrane nucléaire et la manchette était bien trop nette pour admettre des rapports d'origine entre les deux. Il est à remarquer à ce propos que la manière dont, avant Renson, v. Lenhossek et Niessing, les partisans de l'origine nucléaire, se représentaient la formation de la manchette était un peu différente de notre exposé. La „Schwanzblase“ n'était qu'un pur soulèvement de la membrane nucléaire. Nous aurons l'occasion de voir que véritablement dans certaines espèces, comme le rat, FIG. **17**, **18**, **23**, presque toute la moitié postérieure de la membrane nucléaire devient turgescente, hormis pourtant le bouton; nous verrons qu'en d'autres espèces, l'écureuil par exemple, le soulèvement est localisé à l'équateur du noyau et qu'il existe enfin des intermédiaires entre ces deux extrêmes. Il persistera donc partout, même après que la manchette est constituée, une zone d'étendue variable et entourant immédiatement le centriole que le soulèvement n'intéresse pas. Dans ces conditions, malgré l'origine par soulèvement, la manchette va former un manchon ouvert à son extrémité, tel que v. Lenhossek l'a montré et que tout le monde, peut-on dire, l'a vu après lui, mais le manchon aura une paroi double. Niessing ne devra donc plus s'étonner de rencontrer le corps chromatoïde dans ce manchon, car celui-ci est ouvert et communique avec le protoplasme, quoique sa formation soit due à un soulèvement de la membrane nucléaire; seulement le soulèvement n'est pas complet, il se fait en anneaux autour du centriole, il ne donne pas une „Schwanzblase“, mais plus exactement une „Schwanzmanchette“. Il n'est alors nullement étonnant non plus que, malgré l'origine nucléaire, la manchette, sur la plus grande partie de son étendue, soit nettement séparée du noyau; le doute de v. Lenhossek doit tomber par cette seule différence dans la conception : le bouton terminal constitue un point fixe qui ne participe pas au soulèvement. Nous avons même vu chez l'écureuil, et nous le verrons dans d'autres objets, FIG. **3**, **4**, **6**, **17**, **24**, que non seulement la séparation est nette, mais que même il n'existe presque pas de transition entre la membrane nucléaire et la membrane de la

manchette; la modification est donc bien localisée : là où se produit la turgescence, il se produit aussi immédiatement au-dessus une espèce d'épaississement en saillie de la membrane nucléaire, le cerceau équatorial, FIG. 6, au début simple ligne équatoriale, FIG. 3, 4. C'est à lui que se rattache la membrane plus fine qui, par la turgescence du noyau, va devenir la manchette; donc même suivant cette ligne où la membrane nucléaire se continue dans la membrane manchettaire, la distinction entre les deux est nette.

Il nous faut dire aussi un mot de la description donnée par MEVES (cobaye). Nous avons rencontré cette description dans notre travail sur l'écureuil auquel nous nous permettons de renvoyer. Nous appuyons ici sur le fait que MEVES ne voit la manchette qu'à un stade où, d'après nos observations, elle est formée depuis longtemps. D'après nous, les faits apportés par MEVES ne peuvent donc servir à décrire l'origine de cet organite. Comme on pourra le trouver dans notre mémoire sur l'écureuil, il est possible de donner aux figures de MEVES une autre interprétation que celle donnée par le savant professeur.

Enfin, dans le travail de DUESBERG, nous ne parvenons pas, nous l'avons déjà dit, à trouver aucun-argument en faveur de la théorie de MEVES qu'il défend. La théorie ancienne nous semble donc résister à toutes les argumentations de ses contradicteurs. Nous avouons l'avoir modifiée légèrement, mais pas de manière à la rendre méconnaissable. Elle se trouve actuellement confirmée par les travaux de SCHOENFELD sur le taureau et par nos observations sur l'écureuil.

Notre mémoire actuel apporte de plus de nouvelles contributions à cette théorie et cela dans la taupe, le cobaye et le rat. Nous y trouvons des figures absolument comparables à celles que nous a montrées l'écureuil.

§ II. Observations nouvelles.

a) *La taupe.*

Les FIG. 1 à 6 représentent différents stades de la spermiogénèse de la taupe et plus spécialement la formation de la manchette. Nous la voyons débuter sous forme de bourrelet, FIG. 1 et 2. Les FIG. 3 et 4 nous la présentent déjà plus développée et même étirée, FIG. 4. En même temps nous y observons la ligne équatoriale et la zone claire qui sous elle contourne tout le noyau; nous voyons donc là de face la formation membraneuse délicate que sur le côté du noyau nous observons de profil.

Enfin, dans les FIG. 5 et 6, nous avons des spermatozoïdes à tête presque complètement formée ; ces figures représentent en outre très clairement le repliement de la manchette vers le cou, et surtout l'insertion extérieure de celle-ci à une espèce de cerceau, développement de la ligne équatoriale.

b) *Le cobaye.*

L'origine de la manchette, sous forme de hernie équatoriale du noyau, nous est bien mise en évidence dans les FIG. 11 et 12. MEVES, étudiant cet objet, ou bien n'a rien vu des aspects de ce genre, ou bien les a négligés comme des malformations. Ils sont pourtant tellement fréquents dans les coupes qu'il est impossible de ne pas en tenir compte ; MOORE et WALKER, d'ailleurs, les ont signalés dans le cobaye même après que nous les avions décrits dans l'écureuil. Les FIG. 13, 14 et 15 représentent des spermies déjà étirées et à noyau allongé ; là encore nous observons le double contour de la manchette déjà entièrement constituée, elle se replie à son extrémité et nous voyons surtout son contour extérieur se continuer avec la membrane nucléaire ; les FIG. 14 et 15 nous montrent en outre sous forme d'anneau le pourtour entier de l'extrémité de la manchette. Celle-ci n'est donc pas autour de la queue une membrane simple à extrémité flottante et indécise, comme des coupes obliques passant longitudinalement dans cette membrane — et ce sont les plus nombreuses — en donnent l'illusion.

c) *Le rat.*

Dans l'objet qui a été le plus étudié et que pour cela certains appellent classique pour la spermiogénèse, dans le rat, enfin, nous avons pu retrouver l'origine de la manchette, quoique, d'après DUESBERG, on ne puisse y observer sa formation aux dépens des filaments. Il est vrai que c'est aux dépens d'une hernie nucléaire que nous l'observons. La plupart des noyaux jeunes de spermie chez le rat se présentent comme ceux que reproduisent les FIG. 17 et 18. La partie antérieure, celle tournée du côté du capuchon et de la sphère, possède une membrane épaisse et bien colorable ; du côté opposé, nous observons une membrane mince et le noyau lui-même semble pauvre en chromatine. En d'autres endroits, pourtant, nous trouvons les figures régulières, FIG. 19, 20 et, plus loin dans le développement, les FIG. 21 et 22, qui montrent le bourrelet ou la membrane double, indiquant la manchette en formation ou déjà développée. Les figures premières si fréquentes trouvent leur explication dans des intermédiaires représentés dans

les FIG. 23 et 24. Nous y constatons que la différentiation spéciale de la membrane nucléaire en vue de l'évagination circulaire ne se produit pas également vite, ni sur une égale étendue, sur tout le pourtour du noyau : d'un côté cette différentiation est très accentuée, du côté opposé elle est à peine amorcée. Il en résulte que, si le noyau se présente dans la coupe avec le côté le plus gonflé et déformé, dans l'axe visuel, l'observateur verra toute la partie de la membrane nucléaire opposée au capuchon, différentiée en une fine membrane et un contenu plus ou moins hyalin. Cette asymétrie dans la formation de la manchette, comme toute asymétrie qu'on peut observer dans les spermies, est d'ailleurs consécutive à l'asymétrie du point d'attache du centriole au noyau. Si l'on fait passer suivant l'axe reliant le milieu du capuchon au point d'attache du centriole un plan normal à la direction dans laquelle la spermie est aplatie, nous ne trouvons pas, en effet, de part et d'autre de celui-ci des parties égales du noyau; il y a prépondérance d'un côté.

Cette asymétrie perdure pendant tout le développement et nous la retrouverons d'ailleurs dans le spermatozoïde achevé. Chez le rat, elle est très marquée; elle l'est très peu chez la taupe; le spermatozoïde de l'écureuil et du cobaye tient le milieu entre ces deux extrêmes.

§ III. Nature de la manchette.

La manchette doit donc son origine au fonctionnement du noyau. Quant à sa nature, on peut se demander 1° quelle est l'origine et la nature de la substance incluse dans le repli membraneux qui constitue la manchette, 2° ce repli lui-même, est-il nucléaire ou est-il protoplasmique?

a) *Que contient la manchette?*

Il résulte de nos observations que la substance intercalée dans l'intervalle laissé par les deux feuillets de la manchette, provient incontestablement du noyau; c'est de lui que nous la voyons pour ainsi dire s'écouler, c'est hors de lui qu'elle est poussée accentuant de plus en plus la boursouflure équatoriale. Considérée de cette façon, la manchette est incontestablement d'origine nucléaire.

b) *Les membranes.*

Quelle est la nature et la signification qu'on peut attribuer à la manchette en ne considérant que les membranes qui la limitent? Déjà dans

notre étude sur l'écureuil, nous avons énoncé qu'une double hypothèse peut se présenter : *a*) ou bien à l'équateur du noyau la membrane nucléaire reprend ses caractères primitifs, redevient donc très délicate et peu différentiée; c'est elle qui sous la turgescence du noyau se déforme et plus tard par une nouvelle différentiation donnera les membranes manchettaires; *b*) ou bien à l'équateur du noyau, la membrane nucléaire se résorbe, disparaît complètement et sous la poussée interne le suc nucléaire hyalin s'en écoulera tout autour; venant alors en contact avec le protoplasme, il se forme une couche limitante d'abord, une membrane plus différentiée plus tard, lorsque la forme définitive sera acquise. On le voit, c'est absolument la même question qui se pose à propos de la formation et en conséquence de la nature de la membrane nucléaire elle-même.

Dans la première hypothèse, c'est une partie de la membrane nucléaire qui produit la manchette, se transforme en membrane de manchette. Dans la deuxième hypothèse, la membrane de la manchette se forme par la réaction qui se produit au contact du suc nucléaire hyalin et du protoplasme environnant. Il devient difficile dans cette hypothèse de déterminer la part qui revient au cytoplasme dans cette formation, et en tous cas ce ne sera jamais exclusivement à lui qu'il faudra attribuer la formation de la manchette, surtout que, n'importe quelle interprétation soit préférée, il restera toujours établi que ce sont des modifications du noyau qui déterminent directement le phénomène de l'apparition de la manchette, et continuent à l'influencer jusqu'à la constitution définitive de celle-ci.

L'hypothèse de la néo-formation s'expliquerait assez difficilement : la production de la nouvelle membrane se ferait en effet au contact du suc nucléaire avec le protoplasme; la membrane nucléaire, en admettant cette hypothèse, se serait formée de cette même façon après la division cellulaire; pour que maintenant cette membrane nucléaire puisse être détruite, il faudrait au moins une modification dans les rapports de réaction entre ces deux substances; or, la formation d'une membrane manchettaire entre les deux sucs, obtenue par une réaction du même genre que celle qui a donné la membrane nucléaire, fait supposer que les conditions ne sont point changées.

Par contre, l'écoulement semble rendre mieux compte de certains aspects, de la turgescence (fig. 11, 25 et 26 du mémoire sur l'écureuil), en même temps que dans cette dernière hypothèse nous nous expliquons bien plus simplement la formation d'une membrane très développée, laquelle

devrait dans le cas de simple turgescence se faire par un étirement accentué de la membrane nucléaire persistante. Quelle que soit d'ailleurs l'opinion préférée, nous avons suffisamment montré que certainement la manchette provient d'une activité nucléaire et ne peut nullement être considérée comme provenant d'une activité protoplasmique seule.

La manchette n'est donc pas si „incontestablement une différentiation cytoplasmique„ et surtout DUESBERG n'est nullement autorisé à dire : „ il ne peut être question chez le rat d'une hernie de la membrane nucléaire et la manchette est certainement chez cette espèce une différentiation cytoplasmique„.

Conclusions.

Nous pouvons donc conclure :

1° que la manchette doit son origine à un bourrelet nucléaire équatorial chez l'écureuil, le cobaye, la taupe et le rat et que probablement il en est ainsi chez tous les mammifères;

2° que la manchette, dans ces espèces, est formée d'une membrane double dont la nature et l'origine sont en tout semblables à la nature et à l'origine de la membrane nucléaire et soulèvent les mêmes problèmes;

3° que la substance liquide, hyaline, contenue entre les deux feuillets de la manchette provient du noyau, s'écoule de lui et est donc un suc nucléaire.

CHAPITRE II.

LA PIÈCE INTERMÉDIAIRE.

La formation de la pièce intermédiaire est l'objet du deuxième grand chapitre de la spermiogénèse. La manchette dont nous avons observé la formation en sera un des éléments constitutifs. Le centriole en sera pourtant la pièce fondamentale; les auteurs admettaient même généralement que, à part la gaîne protoplasmique, il forme à lui seul la pièce intermédiaire.

Nous n'avons pas encore un ensemble d'observations dans des objets nouveaux pour refaire sur eux une étude complète de cette pièce importante. Nous en avons pourtant quelques-unes. Nous avons de plus des travaux récents qui ont apporté des éléments nouveaux dans le débat; enfin,

nous avons pu constater que l'interprétation que nous avons proposée d'après notre étude du testicule de l'écureuil a été mal comprise; et par suite, les faits nouveaux que nous avons signalés n'ont pas été suffisamment appréciés; il se peut que la faute en a été à notre exposé. Nous voulons donc reprendre ici cet exposé et utiliser en même temps les quelques observations que nous pouvons déjà présenter, ainsi que les travaux récemment parus. Nous aurons de la sorte préparé le terrain à une étude ultérieure spéciale et plus étendue sur la formation de la membrane spiraloïde; nous aurons en même temps dissipé les malentendus qui sans cela risquent de perdurer.

Ce chapitre comprendra deux points : le premier traitera de l'appareil centriolaire, le second du rôle de la manchette dans la formation de la pièce intermédiaire et de la constitution de celle-ci aux dépens de deux éléments.

I. L'appareil centriolaire.

La question à examiner à propos de l'appareil centriolaire est double. Il y a d'abord *a*) la question d'origine : cet appareil se forme-t-il aux dépens d'un ou de deux centrioles; il y a ensuite *b)* le développement de l'appareil centriolaire.

a) *Existe-t-il dans la spermie un ou plusieurs centrioles?*

La plupart des auteurs admettent que le spermatozoïde au sortir de la deuxième division de maturation contient deux centrioles en forme de granules; à l'un des deux s'observe le filament qui, plus tard, deviendra la queue du spermatozoïde. C'est le cas pour v. Lenhossek; mais nous avons pu constater que le rat n'est nullement un objet favorable pour l'étude d'éléments si petits que les centrioles. V. Korf non plus, dans le *Phalangista vulpina*, ne parvient pas à voir quelque transformation de ces granules. Meves, par contre, dans le cobaye, et Schoenfeld, dans le taureau, ont pu suivre les transformations de ces granules; ces transformations consistent en une série de divisions et résolutions de ces deux granules primitifs qui, aboutissant à un ensemble de granules dérivés, sont diversement réunis par des filaments. Les transformations de ces granules données par ces deux auteurs ne concordent d'ailleurs pas.

Nous n'avons pu retrouver dans le spermatozoïde de l'écureuil qu'un centriole unique. Il est d'ailleurs facilement reconnaissable à sa forme, qui

n'est point celle d'une granule comme il s'en trouve tant dans une cellule, mais celle d'une équerre. Nous ne sommes même pas le premier à avoir signalé cette forme de centriole; notre travail sur l'écureuil, qui résume l'historique de l'équerre, le montre suffisamment; mais nous croyons être le premier à l'avoir trouvé dans le testicule de mammifères. Dans l'écureuil, nous avons pu le suivre depuis les tout premiers stades du spermatocyte; on en trouve deux près de la sphère, deux équerres bien nettement figurées; lors de la première division de maturation, chacune devient le centre d'une irradiation et nous la retrouvons au pôle du fuseau; il nous est même arrivé de voir à un pôle une équerre déjà divisée selon sa longueur, alors que l'autre pôle du fuseau n'avait qu'une équerre simple; nous avions donc déjà là une équerre double, les deux nouveaux centrioles du spermatocyte de second ordre. Au deuxième fuseau une équerre se retrouve de nouveau à chaque pôle; et enfin dans la spermatide qui en résulte, nous n'en trouvons jamais qu'une, et elle est dès le début munie d'un filament formant le prolongement d'une de ses branches; au début cette équerre se met à la place qu'elle occupe habituellement dans le spermatocyte près de la sphère; ce n'est que plus tard, lorsque le capuchon est déjà formé, que la manchette commence à se dessiner et que la sphère même glisse le long du noyau pour se mettre, dans le protoplasme, du côté opposé à celui où le noyau porte le capuchon; ce n'est qu'alors que le centriole aussi contourne le noyau jusqu'au pôle opposé au capuchon et reste là attaché au noyau. C'est à cet endroit que nous pourrons suivre la transformation de cette équerre en pièce intermédiaire.

Dans nos observations sur le testicule de taupe, FIG. 8, et de cobaye, FIG. 10, nous avons pu retrouver l'équerre dans la spermatide; dans le rat, cet élément est bien trop petit, nous semble-t-il, pour que l'étude de cet objet puisse apporter quelque éclaircissement à la question.

Les FIG. 8 et 10 reproduisent l'équerre telle que nous l'avons vue dans la taupe et le cobaye; dans l'une on la voit au pôle du fuseau, dans l'autre on la voit dans la spermatide à côté du corps chromatoïde. Nous comptons bien dans ces objets poursuivre aux stades voisins nos observations sur cet organite intéressant.

Duesberg, relatant nos observations faites sur l'écureuil, émet l'opinion que très probablement nos préparations ne sont pas suffisamment différentiées et que les deux branches de l'équerre équivalent chacune à un centriole. A cette supposition nous opposerons tout d'abord l'avis de Duesberg lui-même; ailleurs en effet, à propos de l'appareil mitochondrial, — il croit

que nos préparations sont trop fortement différentiées. Comme nos préparations de l'écureuil sont traitées surtout à hématoxyline au fer, et que celle-ci colore à la fois et les mitochondres et le centriole que l'on pourrait ainsi observer simultanément, nous ne nous rendons pas bien compte de cette subtilité... de technique. Duesberg lui-même, en effet, n'a point encore signalé qu'il est possible d'obtenir à la fois l'excès de coloration pour l'un, le défaut pour l'autre de ces deux éléments également colorables par l'hématoxyline.

Nous avons d'ailleurs autre chose que des discussions de technique pour trancher la question : ce sont des faits sur lesquels la technique n'a pas de prise. Nous constatons en effet partout dans les spermatocytes le centriole double, ainsi que dans les fuseaux; et partout chacun des deux centrioles a la forme d'une équerre; nous en voyons même une se diviser longitudinalement (fig. 6 du travail sur l'écureuil), donnant de nouveau les deux centrioles, les deux équerres pour la division suivante. Dans la spermatide, nous retrouvons l'équerre qui, lors de la division, était au pôle correspondant à ce noyau; mais à partir de ce moment elle est unique. Pourquoi devrions-nous considérer cette équerre comme plus d'un centriole, tandis que précédemment chaque équerre se comporte absolument comme un centriole unique. Nous ne voyons rien d'étonnant à ce que les deux centrioles se retrouvent dans une cellule qui devra encore se diviser, et que par contre, il ne s'en retrouve qu'un dans la spermatide; celle-ci, en effet, ne se divisera plus; nous ne voyons point quel intérêt théorique nécessiterait les deux centrioles malgré qu'on ne les observe pas. Nous trouvons, enfin, dans Duesberg même la confirmation de la présence d'un centriole unique dans la spermatide. Comparant ses observations à celles de Meves, dont il accepte pourtant l'interprétation générale, il note une différence, une simple variante d'après lui, dans les connexions qui s'établissent entre les « centrioles ». D'après Meves, dans le cobaye des connexions s'établissent par des filaments tendus d'un centriole à l'autre. Dans le rat, d'après Duesberg, les deux centrioles restent distincts et les connexions qu'ils prennent l'un avec l'autre ne sont qu'accidentelles et transitoires. Cela ne l'empêche pas de continuer : « Ces éléments (p. 62) ne sont pas, chez le rat, réunis par des filaments, comme chez le cobaye, par exemple, mais par une substance transparente, par l'intermédiaire de laquelle la queue s'articule avec la tête. » Voilà donc que, d'après Duesberg, à un stade où le centriole chez le rat est devenu un peu plus volumineux et par le fait même plus obser-

vable, l'ensemble forme masse. Il nous semble qu'il n'y a rien d'étonnant à ce que dans cette masse certains points, les plus denses, soient plus colorables et tranchent sur le fond plus clair, presque comme des pièces isolées. Dans d'autres objets, le cobaye, par exemple, une plus grande différentiation à la périphérie de cet ensemble donne lieu à des membranes limitantes plus colorables et partant d'autant plus faciles à observer et qui, en coupe optique, se présentent aussi comme des filaments tendus. Chez l'écureuil, enfin, nous avons pu suivre ces coupes optiques et déterminer la nature membraneuse même de ces formations et en conséquence la forme massive de l'ensemble des produits du centriole.

Avant de passer à l'étude de la pièce intermédiaire, nous rappellerons brièvement quelles sont les transformations que nous avons pu observer à l'équerre dans le spermatozoïde de l'écureuil. Nous renvoyons pour cela aux schémas de notre étude sur l'écureuil.

b) *Le développement de l'équerre.*

Les deux branches de l'équerre évoluent d'une façon fort différente. Celle qui ne porte pas le filament est au début la plus courte, mais s'allonge bientôt assez considérablement; par contre, elle ne se modifie presque pas et devient ce que Meves et Schoenfeld ont appelé le corps bâtonoïde; il est très bien développé dans l'écureuil et bien visible jusqu'au moment même de la constitution définitive de la pièce intermédiaire; il est situé latéralement et sa partie principale, celle qui est la plus rapprochée de l'angle de l'équerre, est élargie; cet angle même, appartenant à la fois aux deux branches, devient le cou du spermatozoïde. L'autre branche, la plus longue au début et qui porte le filament, se place dans l'axe longitudinal du spermatozoïde; elle devient plus trapue et se termine au-delà d'un léger étranglement par un large bourrelet circulaire qui prend finalement la forme d'un anneau; le filament s'attache au centre de ce bourrelet.

Nous avons pu suivre dans l'écureuil cet élément dans toutes ses transformations et partout nous avons observé qu'il s'agit d'un ensemble dont certaines parties seulement sont plus colorables; ces parties plus colorables correspondent au bourrelet annulaire, au diverticule du cou (situé du côté opposé au corps bâtonoïde), en outre au pourtour complet sous forme d'une ligne noire; tout le reste possède une coloration moins accentuée, mais est loin de posséder la transparence du protoplasme environnant, ce qui serait le cas si nous nous trouvions là en présence de simples granules reliés par

des filaments. MEVES a d'ailleurs observé les mêmes transformations chez le cobaye. Il est probable que les parois membraneuses du cou sont moins colorables dans cet objet et que l'auteur ne les observe que sur leur tranchant, l'épaisseur colorée de la membrane n'étant pas suffisante pour donner un fond teinté lorsque celle-ci se présente à plat. C'est une question d'interprétation qui nous sépare.

Il semble à MEVES, ainsi qu'à DUESBERG, que tout trait dans une coupe ne peut être qu'un filament, alors qu'un trait peut tout aussi bien représenter la coupe optique d'une membrane. En usant d'un peu de précaution et en examinant lentement un trait en profondeur, on peut pourtant distinguer assez facilement une membrane d'un filament, pourvu toutefois qu'elle soit assez épaisse et assez nettement coloriée. Bien souvent d'ailleurs, on pourra suivre le bord inférieur de la membrane et pour le cas qui nous occupe, ce bord est épaissi et devient bien visible sous forme d'un bourrelet annulaire. Dans l'écureuil enfin, grâce à une colorabilité plus grande de la périphérie de tout l'appareil centriolaire, la constitution massive de celui-ci s'observe aisément, aussi bien à des stades avancés du développement qu'aux stades tout jeunes où il se présente sous forme d'une simple équerre.

DUESBERG aussi semble séduit par la théorie des filaments, quoiqu'il ne les observe nulle part, 1° ni pour l'origine de la manchette : là il ne peut observer de filament, dit-il; 2° ni pour la nature de l'appareil centriolaire et le mode d'union de ses parties : et ici il observe même tout autre chose, l'union se fait par une substance qui les soude (donc point par des filaments).

§ II. La pièce intermédiaire.

La pièce intermédiaire est principalement constituée par l'appareil centriolaire. La manchette participe aussi à sa formation, mais d'une façon secondaire.

a) *Sort de la manchette.*

Nous verrons d'abord la part que prend la manchette à cette formation. Nous avons laissé ce curieux organite lorsqu'il était constitué d'une membrane double; chacun des contours s'inserrant, l'externe à la base de la tête, l'interne à l'anneau de la pièce intermédiaire. Les auteurs ont tous

perdu la manchette de vue avant l'achèvement du cou et en concluaient que c'était une formation transitoire. Il serait déjà très étonnant qu'un élément si spécial au spermatozoïde et dont la formation fut si laborieuse disparut sans que nous puissions constater qu'il a un rôle à remplir et quel est ce rôle. Dans l'écureuil, nous avons pu voir la manchette pendant toute l'évolution du spermatozoïde. Lorsque l'anneau s'éloigne du cou, l'insertion interne de la manchette l'accompagne; la manchette se retourne en quelque sorte comme un doigt de gant à moitié rentré qu'on retire et désormais elle ne se présentera plus que comme un cylindre membraneux, à paroi unique entourant le centriole depuis la tête du spermatozoïde jusqu'à l'anneau, extrémité de la pièce intermédiaire. Nous avons pu retrouver ces aspects dans la taupe, FIG. 8; nous aurons l'occasion de les signaler dans d'autres animaux. Plus tard cette gaîne membraneuse appliquée entièrement sur la pièce intermédiaire ne s'en distinguera plus, si ce n'est dans des cas accidentels, FIG. 7, lorsqu'une brisure de la pièce intermédiaire ne laissera plus que cette gaîne comme connexion entre les deux parties violemment séparées. La membrane cellulaire d'ailleurs aussi formera une gaîne semblable, mais s'étendra, elle, beaucoup plus loin au-delà de l'anneau sur la queue même.

La manchette ne disparaît donc pas : elle persiste dans la pièce intermédiaire et y remplit au moins le rôle de gaîne de connexion entre la tête et la pièce intermédiaire.

b) *L'éloignement de l'anneau.*

L'éloignement de l'anneau est la première modification caractéristique de l'appareil centriolaire lors de la constitution de la pièce intermédiaire. L'anneau en s'éloignant dévagine, avons-nous vu, la manchette, de plus il étire toute la portion de l'équerre comprise entre lui et le cou; cet éloignement peut aller jusqu'à donner à la pièce intermédiaire une longueur équivalente et même supérieure à celle de la tête, capuchon compris; plus tard la pièce intermédiaire, ainsi subitement étirée et amincie, s'épaissit de nouveau en continuant à se développer et apparaît alors avec une coloration plus intense. L'anneau en même temps se rétrécit pour ne plus conserver qu'une épaisseur égale à celle de la pièce intermédiaire et de la queue et il finira même par ne plus se laisser distinguer de celles-ci. C'est ici que nous retrouvons encore une fois chez DUESBERG le conflit entre ce qu'il observe et la théorie qu'il cherche à faire prévaloir. Critiquant nos observations,

il est d'avis que la soudure entre l'anneau et le cou — l'ensemble formant pièce — est sujette à caution. Il a pourtant lui-même observé que les diverses parties « des centrioles » sont soudées entre elles ainsi qu'avec la tête, « contrairement à ce que MEVES observe chez le cobaye où les connexions se font par des filaments ». Ensuite il se demande si ce que nous avons vu entre le cou et l'anneau ne sont pas deux filaments tendus de part et d'autre de la queue. Nous demanderons à notre contradicteur comment alors ces filaments peuvent être observés dans n'importe quel plan, n'importe quelle soit la façon dont se présente le spermatozoïde. L'auteur a simplement à jeter les yeux sur nos figures de l'écureuil — figures dessinées d'après nature — pour se convaincre qu'il ne peut s'agir là de filaments, mais qu'il existe réellement autour de la queue une gaine continue et bien colorable en son entier entre le cou et l'anneau. Enfin il n'est pas compréhensible comment DUESBERG, qui admet chez le rat aussi que les diverses parties « des centrioles » sont soudées, — donc aussi l'anneau, qui est une de ces parties, — comment maintenant il oublie cette soudure et comment, au lieu d'admettre l'étirement de la substance soudante, il recourt tout à coup à l'hypothèse de deux filaments qui surgissent on ne sait d'où et qui serviraient à soutenir l'anneau. Nous préférons mettre l'interprétation d'accord avec nos observations dans l'écureuil, avec ce que nous voyons dans la taupe, FIG. 9, enfin avec ce que DUESBERG a vu lui-même dans le rat et admettre que l'éloignement de l'anneau et plus tard sa résorption partielle se produisent par un étirement de la substance comprise entre lui et le cou, substance qui, après l'étirement, formera donc autour de la partie antérieure de la queue une gaine continue, nettement observable, grâce à sa colorabilité; l'anneau lui-même enfin ne sera dans cette hypothèse qu'une espèce d'ourlet à cette gaine, ourlet qui se déroulera lors de l'étirement, perdra par là même en épaisseur et finira par ne plus faire saillie sur la pièce intermédiaire. Cette interprétation semble découler tout naturellement des faits observés.

c) *Le corps bâtonoïde.*

La branche transverse de l'équerre subit aussi certaines modifications à la fin du développement de la spermie. MEVES dans le cobaye et DUESBERG dans le rat ont observé cette branche munie d'un filament; SCHOENFELD dans le taureau signale aussi ce filament. Nous faisons évidemment nos réserves sur l'origine qu'ils attribuent à ce produit « du centriole proximal ».

Ce qui ici nous intéresse, c'est le sort de cette branche latérale. Nous aurions une fois de plus, d'après ces auteurs, une de ces soi-disant formations transitoires. Déjà peu après la seconde période, chez le rat le corps bâtonoïde et son filament ne s'observent plus; il s'est probablement résorbé, dit DUESBERG, dans le disque centriolaire qui lui a donné naissance. Dans l'écureuil, nous avons pu suivre le corps bâtonoïde, qui est très grand dans cet objet, jusqu'au moment où l'anneau s'éloigne de la tête du spermatozoïde par étirement de la pièce intermédiaire. Si cet élément est donc seulement transitoire, il est loin cependant d'être aussi éphémère qu'on l'a cru jusqu'ici.

Nous pensons que la difficulté qu'il y a à l'apercevoir dans le rat, dans les stades très avancés, est due en grande partie à la grande asymétrie du spermatozoïde dans cet objet. Le corps bâtonoïde se trouve, en effet, du côté le plus développé de la tête, celui qui surplombe le plus le centriole et par conséquent surtout le corps bâtonoïde lui-même. La présence de celui-ci, d'après ce que nous avons vu dans l'écureuil, a produit de ce côté de la tête une espèce de gouttière, évidemment d'autant plus profonde que le recouvrement du centriole par la tête est plus accentué. Comme dans le rat le recouvrement est beaucoup plus marqué du côté du corps bâtonoïde, il n'y aurait rien d'étonnant s'il avait échappé à l'observation.

Au moment aussi de l'allongement de la pièce intermédiaire, le corps bâtonoïde change d'aspect, il perd sa raideur habituelle, il devient ondulant dans l'espace manchettaire, où il semble en même temps prendre des connexions avec la membrane même de la manchette. Il n'est évidemment pas impossible que dans certaines espèces cette modification débute plus tôt et que par conséquent le corps bâtonoïde comme tel, c'est-à-dire à l'état rigide, semble disparaître et se termine par un filament comme cela a été observé par MEVES dans le cobaye et par DUESBERG dans le rat.

Il nous suffit de rappeler ici que cette modification simultanée dans l'écureuil du corps bâtonoïde et de la manchette, en même temps que l'apparition sur le cou de la structure caractéristique signalée d'abord par MEVES chez le cobaye, nous ont mené à émettre l'hypothèse que le corps bâtonoïde aurait un rôle à jouer dans la formation de la spirale. Cette dernière apparaît à ce moment dans la pièce intermédiaire et rien jusqu'à ce moment ne signalait sa présence. Nous renvoyons pour de plus amples développements à notre mémoire sur le testicule de l'écureuil.

Les mitochondres sont aussi désignés comme jouant un rôle dans la

constitution de la spirale. Il y a lieu, nous semble-t-il, d'examiner de plus près quelle est la part qui y revient dans la formation de la spirale aux mitochondres, au corps bâtonoïde et à la manchette. Nous n'avons pas jusqu'à présent des données suffisantes pour décider de cette question; étant donné d'autre part son importance, nous comptons en faire l'objet d'un mémoire spécial.

CONCLUSIONS.

Cette étude critique des derniers travaux sur la spermiogénèse des mammifères mène, croyons-nous, aux conclusions suivantes :

1° que la manchette est d'origine nucléaire;

2° que la manchette persiste dans le spermatozoïde achevé;

3° que le centriole dans les spermies des mammifères est unique et a fondamentalement la forme d'une équerre;

4° que cette forme équerre plus ou moins modifiée se conserve à travers toutes les transformations du cou et de la pièce intermédiaire;

5° que le corps bâtonoïde, branche transverse du centriole équerre, n'est pas un élément éphémère, mais s'observe jusqu'à ce que le spermatozoïde prenne sa forme définitive.

AUTEURS CITÉS.

Duesberg : La spermatogénèse chez le rat. Leipzig, 1908, ENGELMANN

V. Korff : Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.

v. Lenhosseck : Ueber Spermatogenese bei Säugetieren. Tubingen, 1897.

» : Untersuchungen über Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58, 1898.

Meves : Ueber Strucktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58, 1899.

Meves und Duesberg : Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71, 1908.

Moore and Walker : The maiotic process in Mammalia; Univ. of Liverpool, 1906.

Schoenfeld : La spermatogénèse chez le taureau; Bibl. Anat., Nancy, 1900.

Halkin : Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*; Arch. de Biol., XVIII, fasc. II, 1901.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes les figures ont été prises d'après nature à l'aide du prisme de Nachet, *à hauteur de la table de travail. L'objectif était l'apochromatique à immersion* 1.5 *mm. ap.* 1.30 *de* Koristka, *grossissement spécifique* 166.66. *L'oculaire était le* 12 *comp.*

Fig. **1-9**. **TAUPE.**

Fixation à la liqueur de Hermann. *Coloration à l'hématoxyline de fer.*

FIG. **1-2**. Bourrelet équatorial.

FIG. **3-4**. Ligne équatoriale et manchette en formation.

FIG. **5**. Stade plus avancé montrant la double membrane, interne et externe, de la manchette.

FIG. **6**. Cerceau équatorial et membrane manchettaire.

FIG. **7**. Pièce intermédiaire brisée; les parties sont reliées par une membrane, la pièce montre les épaississements spiraloïdes.

FIG. **8**. Centriole en forme d'équerre au pôle du fuseau.

FIG. **9**. Les mitochondres libres à la surface de la pièce intermédiaire; celle-ci a la forme d'un cylindre terminé par l'anneau.

Fig. **10-16**. **COBAYE.**

Fixation à la liqueur de Bouin.

Fig. **10** *et* **16** *colorées à l'hématoxyline de fer.* Fig. **11** *à* **15** *colorées à la méthode de* Benda.

FIG. **10**. Capuchon à ses débuts. Centriole en forme d'équerre à côté du corps chromatoïde.

FIG. **11-12**. Épanchements et boursouflures du noyau donnant lieu à la formation de la manchette.

FIG. **13-15**. Stades avancés du développement montrant la continuité entre la membrane du noyau et celle de la manchette, celle-ci a une paroi double.

FIG. **16**. Spermatozoïde presque achevé montrant les membranes externes et internes de la manchette, ainsi que le cercle terminal suivant lequel l'une en s'incurvant se continue dans l'autre.

FIG. **17-24**. **RAT.**

FIG. **17-18**. Fixation au liquide de GILSON. Coloration à l'hématoxyline de fer. La manchette se développe fort d'un côté, celui tourné vers l'observateur.

FIG. **19**. Fixation au liquide de BOUIN. Coloration à l'hématoxyline de fer. Le développement inégal de la manchette est vu de tranche.

FIG. **20**. Même technique. La manchette déjà bien développée montre nettement ses deux membranes des deux côtés.

FIG. **21-22**. Fixation au liquide de GILSON. La manchette se continuant avec la membrane nucléaire.

FIG. **23-24**. Fixation au liquide de HERMANN. La manchette débutant par une boursouflure irrégulière du noyau dans la FIG. **23**; dans la FIG. **24**, la ligne équatoriale indique déjà l'endroit de transformation, tout autour du noyau.

TABLE DES MATIÈRES.

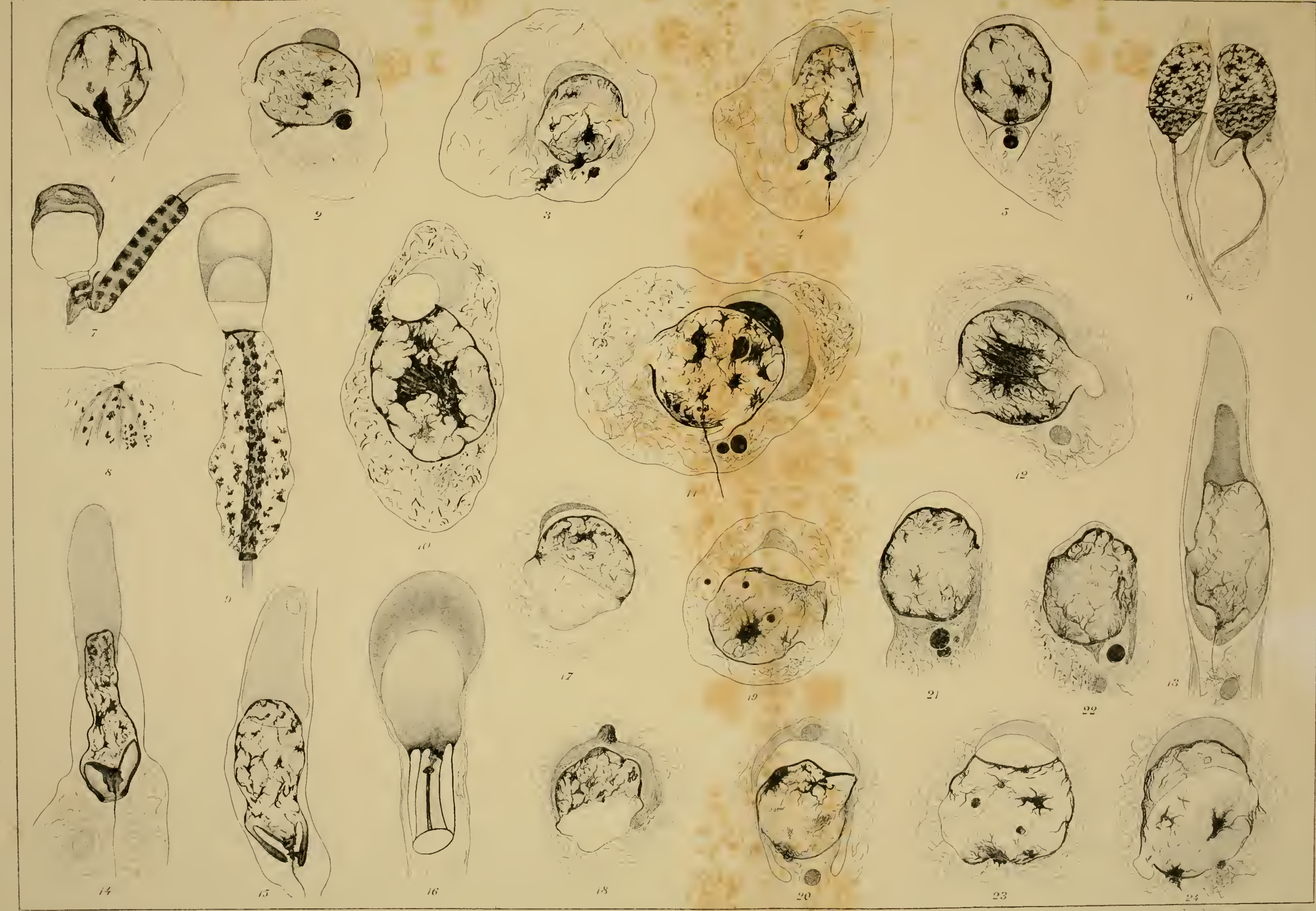
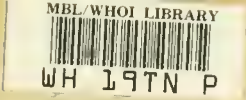

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXVI.



196

